

1
R454
ST Tome 68

Fascicule 2 (Nos 9-27)

Août 1961

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER

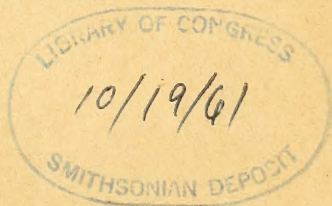
Conservateur des invertébrés

*Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée
générale de la Société suisse de Zoologie tenue à Neuchâtel
les 18 et 19 mars 1961.*

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1961



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 68. En cours de publication.

	Pages
N° 1. H. HEUSSER. Die Bedeutung der äusseren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. Mit 11 Textabbildungen	1
N° 2. Robert MATTHEY. Cytologie comparée des <i>Cricetinae</i> paléarctiques et américains. Avec 39 figures dans le texte	41
N° 3. Robert MATTHEY et Klaus ZIMMERMANN. La position systématique de <i>Microtus middendorffi</i> Poliakov. Taxonomie et Cytologie. Avec 8 figures dans le texte	63
N° 4. U. RAHM. Beobachtungen an der ersten in Gefangenschaft gehaltenen <i>Mesopotamogale ruwenzorii</i> (<i>Mammalia-Insectivora</i>). Mit 14 Textabbildungen	73
N° 5. T. RAHMANI et V. KIORTSIS. Le rôle de la peau et des tissus profonds dans la régénération de la patte. Avec 4 figures dans le texte	91
N° 6. Luise SCHMEKEL. Daten über das Gewicht des Vogeldottersackes vom Schlüpfstag bis zum Schwinden. Mit 2 graphischen Darstellungen . . .	103
N° 7. HJ. HUGGEL. Zur Morphologie der Herzbildung bei den <i>Salmoniden</i> und <i>Scyliorhiniden</i> . Mit 2 Textabbildungen	111
N° 8. HJ. HUGGEL. Beitrag zur Temperatur- und Altersabhängigkeit der Herzfrequenz des Embryonalherzens. Mit 4 Graphischen Darstellungen . .	121
N° 9. F. BOURLIÈRE. Symposium sur les déplacements saisonniers des animaux	139
N° 10. A. SCHIFFERLI. Vom Zug des Rotkehlchens, <i>Erithacus rubecula</i> , in der Schweiz. Beringungs- und Fangergebnisse. Zusammenfassung	143
N° 11. R. SCHLOETH und D. BURCKHARDT. Die Wanderungen des Rotwildes <i>Cervus elaphus</i> im Gebiet des Schweizerischen Nationalparks. Mit einer Textabbildung	145
N° 12. HEGG. Analysen von Grosswildkot aus dem schweizerischen Nationalpark zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung. Mit einer Textabbildung und 2 Tabellen	156
N° 13. A. MEYLAN. Insectivores et Rongeurs dans la région de Bretolet. Résumé .	165
N° 14. J. BOVET. Quelques particularités de l'anatomie de <i>Diplozoon paradoxum</i> v. Nordmann 1832	166
N° 15. H. BURLA. Jahreszeitliche Häufigkeitsänderungen bei einigen schweizerischen <i>Drosophila</i> -Arten. Mit 5 Tabellen.	173
N° 16. Louis EUZET et Jean-Paul TRILLES. Sur l'anatomie et la biologie de <i>Cyclocotyla bellones</i> (Otto 1821) (<i>Monogenea-Polyopisthocotylea</i>). Avec 6 figures dans le texte	182
N° 17. H.-A. GUÉNIN et B. STOCKER. Quelques caractéristiques biologiques et cytologiques de deux Diptères du genre <i>Musidora</i> : <i>M. lutea</i> Panz. et <i>M. furcata</i> Fall., l'une bisexuée et l'autre parthénogénétique. Avec 5 figures dans le texte et 2 microphotographies.	193
N° 18. Ernst HADORN. Zur Autonomie und Phasenspezifität der Letalität von Bastarden zwischen <i>Drosophila melanogaster</i> und <i>Drosophila simulans</i> . Mit einer Textabbildung	197

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 75.—

Union postale Fr. 80.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la Revue Suisse de Zoologie, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

COMMUNICATIONS FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE, TENUE A NEUCHÂTEL LES 18 ET 19 MARS 1961

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN NEUENBURG DEN 18. UND 19. MÄRZ 1961

Seront publiés ultérieurement ou dans une autre revue:

V. Aellen. — Le baguement des chauves-souris au col de Bretolet (Valais).

Marguerite Hofstetter. — *Cytologie comparée des Luffia (Lépid. Psychiide) bisexuée et parthénogénétique.* Un travail extensif paraîtra prochainement dans *Chromosoma* sous le titre: *Cytologie comparée de l'espèce parthénogénétique Luffia ferchaultella Steph. et de l'espèce bisexuée L. lapidella Goeze (Lépid. Psych.).*

N° 9. **F. Bourlière**, Paris. — Symposium sur les déplacements saisonniers des animaux.

INTRODUCTION

Organiser à l'heure actuelle un colloque sur les déplacements saisonniers des animaux peut paraître une entreprise quelque peu superflue. Au cours des vingt dernières années, en effet, d'excellentes mises au point comme celles de SCHÜZ et de DORST ont été publiées, qui résument admirablement la volumineuse littérature consacrée aux migrations des oiseaux. Des périodiques spécialisés tels que *Die Vogelwarte* et *Bird Banding*, sans parler des grandes revues ornithologiques, analysent régulièrement les multiples travaux qui leur sont consacrés. Les publications concernant les déplacements migratoires des Mammifères et des Poissons, quoique moins nombreuses, se sont également multipliées depuis peu.

Il ne faudrait pas en conclure cependant que ce problème est pour autant résolu. Si la généralisation du marquage (par bague-ment et autres moyens de reconnaissance) a permis de préciser dans le détail l'ampleur des déplacements saisonniers, si l'observation au radar nous permet de « visualiser » les modalités des vols migratoires et d'étudier l'influence des facteurs météorologiques, si les expériences de KRAMER et de ses continuateurs nous font entrevoir maintenant les mécanismes d'orientation des migrateurs, bien d'autres questions se posent à notre esprit qui restent encore sans réponse. Je voudrais brièvement, en guise d'introduction aux communications qui vont suivre, en évoquer simplement deux qui touchent plus particulièrement à mon propre domaine de recherches.

La première est la place qu'occupent les populations migratrices dans les biocénoses qu'elles fréquentent lors de leur reproduction et pendant leur hivernage — place qui nous suggère peut-être quelle a pu être l'origine des migrations actuelles. Voyons d'abord le cas, le plus frappant, des migrateurs « au long cours », comme ces oiseaux qui s'en vont pondre dans les latitudes élevées de l'hémisphère nord et hiverner sous les tropiques. Leurs rapports

avec les avifaunes sédentaires qui passent toute leur vie dans la même région peuvent être représentés très grossièrement par le schéma ci-dessous qui permet de comparer les biomasses respectives, par unité de surface, des « producteurs » de nourriture (essentiellement des végétaux) figurés en blanc, et des « consommateurs » animaux résidents (en hachuré), dans chacun des principaux biomes de l'Ancien Monde, au nord de l'Equateur.

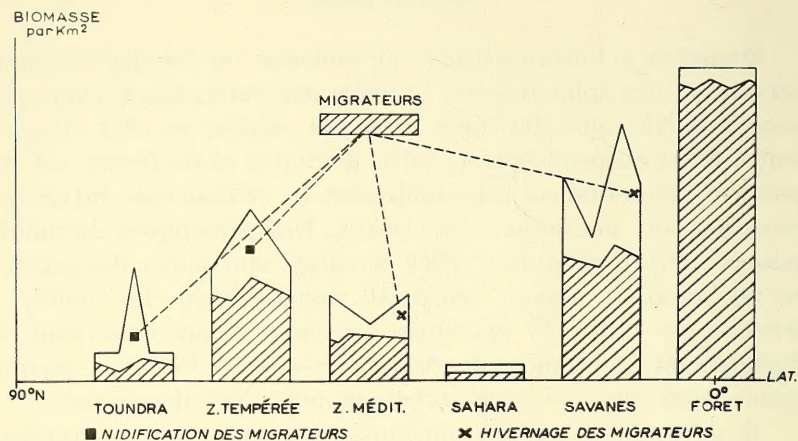


FIG. 1.

Biomasses respectives des « producteurs » végétaux et des « consommateurs » animaux, résidents et migrants, dans les principaux biomes, au nord de l'Equateur.

On remarquera que la partie supérieure de chaque « rectangle » n'est pas parallèle à l'axe des abscisses, mais qu'elle marque des oscillations plus ou moins régulières de janvier à décembre (de gauche vers la droite). Ceci signifie simplement que la masse de nourriture disponible dans un biome donné ne reste pas la même tout au cours de l'année — sauf en forêt équatoriale sempervivente. Dans la toundra, la biomasse de végétation (et d'invertébrés qui en vivent), est faible en toute saison, mais marque une forte augmentation lors du court été arctique. Dans les forêts et cultures tempérées, la même biomasse est beaucoup plus forte, mais présente également un maximum estival. En région méditerranéenne c'est au contraire en hiver et au printemps que les disponibilités alimentaires sont les plus grandes, du fait de la sécheresse

prolongée de l'été. Au Sahara les aliments végétaux et animaux disponibles sont rares tout au long de l'année. Dans les savanes sahéliennes et soudanaises les biomasses d'organismes « producteurs » sont, à nouveau, beaucoup plus importantes mais elles fluctuent beaucoup selon les périodes de l'année. Dans la basse vallée du Sénégal (cas choisi ici) elles atteignent leur maximum en fin de saison des pluies (octobre) pour décroître vers un minimum qui est atteint en fin de saison sèche (mai-juin). Dans la forêt guinéenne sempervivente, la biomasse de « producteurs » est, en toute saison, beaucoup plus considérable qu'ailleurs, mais ne fluctue pour ainsi dire pas, du fait de l'uniformité du climat.

Dans chacun de ces biomes, quelle va être le rapport entre organismes « producteurs » et organismes « consommateurs » résidents ? Compte tenu des obligatoires pertes de matière et des dégradations d'énergie qui accompagnent chaque passage d'un niveau trophique à un autre, les biomasses des seconds seront toujours très inférieures à celles des premiers (beaucoup plus qu'il n'apparaît sur le schéma). Par ailleurs, les densités de population des espèces sédentaires dépendant finalement surtout de la « capacité limite » du milieu *lors des périodes critiques du cycle annuel* (hiver dans les régions froides et tempérées, fin de saison sèche dans les régions chaudes), les biomasses des « consommateurs » sédentaires seront d'autant plus faibles que les fluctuations climatiques saisonnières seront plus fortes. Cela revient à dire que dans la forêt équatoriale, les Vertébrés résidents tendront toujours à voir leur biomasses « plafonner » au plus près de la capacité limite de leur milieu, alors qu'en savane, dans les zones tempérées et dans la toundra, un certain *surplus* alimentaire sera disponible aux saisons favorables. Ce sont précisément ces *surplus saisonniers d'énergie disponible* que vont exploiter les populations migratrices qui parviennent ainsi à utiliser au maximum les ressources des divers biomes en évitant toute compétition alimentaire avec les espèces sédentaires.

Ce qui est valable à l'échelle des migrations intercontinentales l'est aussi bien pour les petits déplacements locaux (migrations altitudinales en montagne, déplacements périodiques entre forêt et savane, ou entre savanes au nord et au sud de l'équateur). Je dirai même que ces déplacements limités sont particulièrement intéressants à étudier pour qui veut essayer de comprendre, chiffres

en main, la place des migrants dans les « budgets d'énergie » des biocénoses qu'ils fréquentent successivement. Leur étude, par ailleurs, nous permettra certainement de mieux réaliser ce que fut le comportement originel des actuels voyageurs au long cours, à une époque où toundras et zones tropicales n'étaient pas si éloignées géographiquement qu'elles le sont aujourd'hui.

La seconde question que je voudrais évoquer rapidement est celle de la signification des « adaptations » morphologiques et physiologiques des migrants, ou plus exactement des particularités (qu'il s'agisse de différences de longueur d'aile, d'activité ou de métabolisme lipidique) distinguant les populations sédentaires et migratrices d'une même espèce ou de deux espèces voisines. On peut en effet se demander raisonnablement si celles-ci sont *la conséquence ou, au contraire, la cause* du comportement migratoire. Même si l'étude des effets écologiques des déplacements saisonniers nous permet d'entrevoir comment, par étapes successives, lors du retrait des glaciers pleistocènes, les migrants locaux sont devenus de périodiques voyageurs intercontinentaux, il n'en reste pas moins qu'à un certain moment certains Vertébrés ont trouvé le moyen d'exploiter à distance des surplus alimentaires inemployés alors que d'autres ne l'ont pas fait. Ne serait-ce pas la possession préalable de certaines particularités biologiques qui leur aurait alors permis de le faire ? La question n'est peut être pas si gratuite qu'il paraît au premier abord. Les travaux de certains anthropologistes ont, en effet, montré dans notre propre espèce l'existence de différences morphologiques indéniables entre émigrants et sédentaires appartenant aux *mêmes familles*. C'est H. L. SHAPIRO qui fut le premier à constater de façon indubitable ce fait curieux, en comparant des émigrants japonais, nés au Japon et arrivés adultes aux îles Hawaï, avec leurs parents restés au pays. Alors que la taille des deux groupes était la même, les émigrants étaient plus lourds, avaient des membres inférieurs plus longs, des épaules plus larges, une face et un nez plus haut, etc. que les sédentaires de la même génération. 72,4% des mensurations chez les hommes et 67,9% chez les femmes étaient différentes dans les deux populations. Son livre *Migration and environment* a, bien entendu, suscité de nouvelles recherches et des faits semblables ont, depuis lors, été mis en évidence chez des émigrants mexicains et tessinois. N'en serait-il pas de même chez d'autres Vertébrés ? Seule l'étude biométrique

soigneuse des sujets résidents et migrants appartenant aux mêmes espèces pourra le montrer. Là encore, il n'est pas de meilleur matériel que ces migrants partiels qui n'ont pas encore reçu toute l'attention qu'ils méritent.

Des esprits chagrins ont estimé récemment que le baguement avait déjà donné tout ce que l'on pouvait attendre de lui et que c'était faire preuve d'un coûteux esprit de routine ou de je ne sais quelle cruauté mentale que de continuer à préconiser cette méthode. Rien n'est plus faux, cela va sans dire. Il est probablement plus juste d'estimer que l'étude des déplacements saisonniers des animaux ne fait au contraire que commencer.

N^o 10. **A. Schifferli**, Schweiz. Vogelwarte, Sempach. — Vom Zug des Rotkehlchens, *Erithacus rubecula*, in der Schweiz. Beringungs- und Fangergebnisse. Zusammenfassung ¹).

Manche Fragen über das nächtliche Zugverhalten des Rotkehlchens konnte bei der Auswertung der Fangzahlen und Beringungsergebnisse der letzten Jahre abgeklärt werden. Seit 1934 wurden 1352 Nestlinge und 11 417 Fänglinge in der Schweiz beringt. Daraus resultieren 3‰ Fernfunde von Nestlingen und 8‰ von Fänglingen. Der Unterschied in den beiden Fundanteilen ist auf die grosse Mortalität der Jungvögel zurückzuführen. Von ihnen sterben 60% bevor der Rotkehlchenzug im Herbst beginnt.

Der Zug der einheimischen Rotkehlchen beginnt einige Tage vor Mitte September und dauert bis in die zweite Oktoberhälfte hinein. Nur etwa 5—10% unserer Brutvögel überwintern auch in der Schweiz, wie wir anhand von Kontrollfängen beringter Rotkehlchen nachweisen können. Die weggezogenen befinden sich zur Winterszeit in den westlichen Mittelmeerländern bis Nordafrika. In diesen

¹ Eine ausführliche Darstellung erscheint demnächst in *Der Ornith. Beobachter*.

Gebieten überwintern auch die fremden, bei uns im Herbst aus dem Nordosten, vom südlichen Fenno-Skandien und herwärts durchziehenden Rotkehlchen.

Mehrjährige Rotkehlchen scheinen weniger weit zu wandern als Junge des Jahres. Keiner der beringten Fänglinge ist im zweitfolgenden Winter in Nordafrika angetroffen worden. Sie verblieben im südwestlichen Europa.

Fremde Rotkehlchen wandern bis Mitte November in und durch die Schweiz. Viele der in der Schweiz überwinternden Rotkehlchen stammen aus der nordwestlichen Tschechoslowakei und nordöstlich davon gelegenen Ländern bis hinauf nach Finnland. Im März kehren die schweizerischen Rotkehlchen wieder an ihre Brutstellen zurück. Fremde, durchziehende Rotkehlchen können bis weit in die zweite Aprilhälfte bei uns angetroffen werden.

Auf dem Col de Bretolet 1923 müM (Val d'Illeiez, Wallis) konnten auf unserer alpinen Vogelzugs-Station 1958: 183, 1959: 349 und 1960: 252 Rotkehlchen im September und Oktober nachts während des Ziehens gefangen werden. Diese Fangzahlen während der Zugzeit entsprechen recht gut jenen unserer Beringer im Mittelland, mit dem Unterschied, dass der Zugbeginn in den Alpen anscheinend eine Verzögerung von 1-2 Wochen erfährt.

Die nächtlichen Fänge auf dem Bretolet und damit der Rotkehlchenzug, setzen kurz nach Nachteinfall zwischen 20 und 21 h. ein und steigen bis Mitternacht ständig zu einem Kurvengipfel, um anschliessend ziemlich steil abzusinken. Nach 4 h steigt die Fangzahl wiederum sehr rasch zu einem noch höheren Gipfelpunkt um 6 h. Dann hören die Fänge und damit auch der Durchzug sehr bald auf. Der erste Verlauf der Fangzahl-Kurve bis kurz nach Mitternacht stimmt gut überein mit den Versuchen Palmgrens über die Zugunruhe bei gekäfigten Rotkehlchen, und sie zeigt denselben Verlauf wie ihn Lowery in Amerika anhand von zahlreichen Beobachtungen vor der Mondscheibe für das allgemeine nächtliche Zugverhalten von Kleinvögeln zeichnen konnte. Die Fangzahlen während der Morgendämmerung bedeuten etwas anderes. Sie erreichen vor allem nach dunklen Nächten hohe Werte: Rotkehlchen fallen bei starker Dunkelheit beim Abbrechen des Zugfluges zahlreicher in die niedrige Vegetation der Hänge in Passnähe, schlafen eine kurze Zeit bis gegen die Morgendämmerung, überqueren dann in niedrigem Flug den Pass um auf der andern Seite im nahen

Wald den gewohnten Rast- und Nahrungsbiotop zu finden. Dabei fangen sie sich verhältnismässig leicht in den gespannten Netzen. In hellen Nächten dagegen finden die Rotkehlchen ohne Zwischenhalt ihre bevorzugten Raststellen gleich beim Einfallen. Damit vermeiden sie die Netze, und Dämmerungsfänge werden selten.

So können Beringung und allein schon der Fang als Ersatz für die Beobachtung wertvolles Material für die Vogelzugsforschung liefern.

N^o 11. **R. Schloeth**, Zerneß, und **D. Burckhardt**, Basel. — Die Wanderungen des Rotwildes *Cervus elaphus* L. im Gebiet des Schweizerischen Nationalparkes¹. (Mit einer Textabbildung)

EINLEITUNG

Während der Vogelzug seit Jahrzehnten die Aufmerksamkeit der Wissenschaft auf sich gelenkt hat, und auf breiter Basis durchgeführte Untersuchungen ein reiches Tatsachenmaterial zusammengebracht haben, liegen über die Wanderungen der Gross-Säuger erst wenige auf wissenschaftlichen Untersuchungen fussende Daten vor. Inwiefern gewisse gemeinsame, allgemeine Gesetze für die Wanderungen der Wirbeltiere gelten, wird einmal die Zukunft zeigen.

In ihrer Periodizität und in der anscheinend klaren Umgrenzung der Winter- und Sommerziele weisen die Hirschwanderungen im Nationalpark überraschende Anklänge an das Bild des Vogelzuges auf. Trotz der Periodizität und trotz der festen Ziele sind aber die Wanderungen der Hirsche im Nationalpark neuern Datums. Wir können gewissermassen die Entstehung des „Zuges“ verfolgen und

¹ Ausgeführt mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Die Arbeit stellt eine Mitteilung im Rahmen der Grosswild-Untersuchungen im Schweiz. Nationalpark dar. Wir möchten dem Präsidenten der W.N.P.K., Herrn Prof. J. G. BAER, und dem Präsidenten der Zool. Subkommission, Herrn Prof. P. BOVEY, für ihre Unterstützung bestens danken.

dadurch vielleicht gewisse Erkenntnisse von allgemeinerer Bedeutung gewinnen.

Wenn wir im folgenden von „Wanderungen“ des Hirschwildes sprechen, so meinen wir damit den periodischen Wechsel vom Sommerquartier im Nationalpark nach dem Winterquartier in dessen Umgebung und umgekehrt. Das Rotwild zeigt aber auch andere Ortsveränderungen, die wir kurz aufzählen wollen, aber hier nicht näher besprechen werden:

1. Tägliche „Wanderungen“ vom Ruheplatz zur Weide, Tränke usw.
2. Die Wanderungen der Hirsche zu den Brunftplätzen.
3. Abwanderung in neue Gebiete.

DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

Das Untersuchungsgebiet stellt einen verhältnismässig geschlossenen Raum dar, in dem sich die periodischen Wanderungen des Rotwildes abspielen. Gegen Westen und Norden bildet das Inntal mit seinen linksufrigen Hängen eine natürliche Abschränkung, welche nur nach dem Oberengadin (Zuoz) und nach dem nahen Österreich (Landeck) keine natürlichen Grenzen besitzt. Vom Engadin führen 4 Hauptzugänge nach dem zentral gelegenen Nationalpark: Val S-charl, Spöltal-Ofenberg, Val Tantermozza, Val Trupchun. Nach Osten erweitert sich das Gebiet zum sanft abfallenden Münstertal, welches den untersuchten Raum ohne Abschluss ins Tirol (Merano) übergehen lässt.

Die durchschnittliche Höhe des im Sommer vom Rotwild bevorzugten Gebietes im Nationalpark liegt bei rund 2000 m.ü.M., während sich die Tiere im Engadin und Münstertal im Winter, vor allem bei grössern Schneemengen, zwischen 1300 und 1500 m.ü.M. aufhalten. In Sommer kann das Rotwild des ganzen Raumes bis auf 2600 m.ü.M. angetroffen werden.

Im Nationalpark, dessen Bodenfläche 158 km² beträgt, stehen dem Rotwild rund 100 km² Aufenthaltsraum zur Verfügung, davon ca 50 km² Wald. Das umliegende Gebiet auf Schweizerboden umfasst rund 200 km² Lebensraum für Rotwild, die zum grössern Teil aus Wald bestehen (140 km²). Die entsprechenden Verhältnisse auf tiroler Gebiet können nicht näher angegeben werden, da wir

über die periodischen Rotwild-Wanderungen in jene Bezirke noch zu wenig wissen. In der Schweiz beträgt die Bodenfläche des untersuchten Raumes ca 360 km² mit ca 200 km² Wald.

Der Waldgürtel dehnt sich bis 2200 m.ü.M. aus. Der alpine Rasen liegt zwischen 2300 und 2800 m.ü.M. Das vegetationslose Gebiet mit Felswänden, Schutt- und Geröllhalden ist im Park sehr ausgedehnt. Während im Engadin und Münstertal die linke Talseite vor allem aus Lärchenwäldern, in den oberen Teilen aus Arvenwäldern, und die rechte Talseite aus Fichtenwäldern bestehen, herrschen im Nationalpark Bergföhrenwälder vor. Von der Waldfläche des Parkes entfallen 43% (22.6 km²) auf Bergföhrenwälder, 32% (16.5 km²) auf Legföhrenwälder, 18% (9.5 km²) auf Lärchen-Arvenwälder, 4% (2.4 km²) auf Waldföhrenwälder und 3% (1.5 km²) auf Fichtenwälder. Laubbaumarten (Birken, Aspen, Weiden) spielen im Park eine ganz untergeordnete Rolle (KURTH, WEIDMANN, THOMMEN 1960).

Vom November bis April beträgt die Schneehöhe in allen Teilen des Nationalparkes mindestens 1.5—2 m. In gewissen Jahren stellt sich eine zusammenhängende Schneedecke allerdings erst in der zweiten Hälfte Dezember ein. Sozusagen schneefrei ist das Gebiet des Nationalparkes zwischen Juni und September. BILLWILLER 1948 macht für die Schneeschmelze folgende Angaben: Bei je 100 m Steigung verzögert sich das Ausapern im Mittel um 7—8 Tage, beschleunigt sich im Mittel das Einschneien um 3 bis 4 Tage, verkürzt sich im Mittel die schneefreie Zeit um nicht weniger als 11 Tage. Selbstverständlich zeigen sich grosse Unterschiede zwischen den der Sonne exponierten Hängen und der Schattenseite. Im umliegenden Raum ist die Schneehöhe durchschnittlich bedeutend geringer. Südexponierte Hänge des Unterengadins und des Münster-tales sind nicht selten schon ab Ende Januar weitgehend schneefrei.

ALLGEMEINER ÜBERBLICK ÜBER DIE WANDERUNGEN

Zur Zeit der Gründung des Nationalparkes lebte anscheinend kein Rotwild mehr in der Gegend. Der letzte Hirsch auf Zernez-er Boden ist 1850 erlegt worden (BRUNIES 1948). Im Jahre 1915 wurden erstmals wieder im Gebiet des Nationalparkes ein Rudel von 9 Hirschen festgestellt. Seither hat der Bestand ständig zugenommen (Tab. 1). 1959 schätzten wir den Rotwildbestand im

untersuchten Raum auf 2000 Stück. Wir dürfen wohl annehmen, dass die starke Zunahme vor allem durch das Fehlen von grossem Raubwild begünstigt worden ist (BURCKHARDT 1959).

Auf Grund der Tagebücher der Parkwärter muss geschlossen werden, dass bis Mitte 1930 der grösste Teil des Rotwildes im Park selbst überwintert hat. 1936 werden die Wanderungen zum erstenmal im Bericht der Eidgenössischen Nationalparkkommission erwähnt. Umso erstaunlicher ist die Regelmässigkeit, mit der sich die Wanderungen heute abspielen. Ende Oktober hat das Rotwild das Kerngebiet des Parkes verlassen. Nur einzelne Tiere bleiben bei Il Fuorn und la Drossa zurück. Ebenso überwintert Rotwild in den Grenzgebieten bei S-charl, Ivrain, Trupchun. Die Wanderung des Rotwildes endet westlich des Nationalparkes im Engadin. Östlich bleibt der grössere Teil im Münstertal. Eine unbekannte Zahl zieht weiter über die Landesgrenze ins Tirol. Im Sommer bleibt schätzungsweise $\frac{1}{3}$ des Totalbestandes ausserhalb des Nationalparkgebietes.

Welche Faktoren bestimmen die Wanderungen?

Während im Frühling das Rotwild anscheinend der Schneeschmelze folgt — wahrscheinlich sind aber die Verhältnisse nicht ganz so einfach — und sich somit das Verlassen des Winterquartiers zeitlich nach dem frühern oder spätern Ausapern richtet, wandern die Hirsche spätestens Ende Oktober aus dem Park, auch wenn keine Schneefälle aufgetreten sind (z. B. Herbst 1955). Dagegen können starke Schneefälle anfangs Oktober einen verfrühten Abzug auslösen (z. B. Herbst 1956). Im Gegensatz dazu scheinen im Juni bis September die Hirsche auch durch grössere Schneefälle nicht aus dem Park vertrieben zu werden.

Die Wanderungen stellen somit keine einfache direkte Reaktion auf Schneefall und eine damit verbundene Flucht in tiefere Lagen dar. Auch wenn nach der Wanderung ins Winterquartier eine allfällige leichte Schneedecke wieder schmilzt und das Parkgebiet theoretisch den Tieren wieder offen stehen würde, bleiben diese im Winterquartier. Nur nach der im Dezember 1956 durchgeführten Extra-Hirschjagd wurden Hirsche wieder im Park festgestellt. Dagegen verschieben sich die Hirsche in schneearmen Wintern gerne in horizontaler Richtung. Gerade im Münstertal halten sich die Tiere auch im Winter auf den ausgeaperten Alpenrasen zwischen 2300 und 2600 m.ü.M. auf. Mit andern Worten sind die

unmittelbaren Faktoren, welche die Wanderungen auslösen, wie beim echten Vogelzug nicht ohne weiteres zu erkennen. Nähere Untersuchungen müssten zeigen, auf welchen physiologischen Grundlagen die „Wanderdisposition“ beruht. Unsere Beobachtungen legen wenigstens eine solche periodische Bereitschaft nahe.

Es scheint wenig wahrscheinlich, dass sich eine solche Bereitschaft zum Wandern in der kurzen Zeit, seit Rotwild im Park vorkommt, herausgebildet hat. Man müsste dann schon eher einen auf persönlichen Erfahrungen beruhenden Aufbruch annehmen. Hirschwanderungen sind keineswegs nur auf die Population des Nationalparks beschränkt. Besonders bekannt sind grossräumige, periodische Verschiebungen aus Nordamerika. Man ist deshalb versucht, eine der Art eigentümliche Bereitschaft zum Wandern anzunehmen, die zum Manifestwerden noch zusätzlicher Auslöser bedarf.

Bleiben uns vorläufig die unmittelbaren Faktoren der Auslösung der Wanderungen undurchsichtig und zweifelhaft, so muss das noch in vermehrtem Masse für die letztlichen Faktoren gelten. Und doch legen uns Beobachtungen die Vermutung nahe, dass Nahrungsmangel der letztlich die Wanderungen verursachende Faktor darstellt.

Wir sind absichtlich auf die Schilderung des Untersuchungsgebietes ausführlicher eingegangen. Grob gesprochen ist das Nahrungsangebot im Park nicht nur geringer (Bergföhrenwälder), sondern die Nahrung ist im Winter auch stärker durch Schnee den Tieren entzogen. Über die Hauptnahrung des Rotwildes im Nationalparkgebiet sind wir erst oberflächlich durch die Untersuchungen von HEGG (1961) unterrichtet. Im Sommer bietet der Nationalpark einem Grosswildbestand von 2200 (1960) und 3000 (BURCKHARDT 1958) Köpfen an Rot-, Reh-, Gems- und Steinwild dank des Wegfalles der Konkurrenz durch Haustiere reichlich Nahrung. Rot- und Rehwild ziehen im Winter tieferen Lagen zu, während Gems- und Steinwild im Park bleiben. Rund die Hälfte der im Sommer im Park lebenden Wiederkäuer verbringen auch den Winter dort. Grössere Abgänge von Gemsen durch Nahrungsmangel im Winter sind uns nicht bekannt geworden. Dagegen zeigt die langsame Zunahme des Steinwildbestandes, dass diese Art im Winter zum Gedeihen südexponierte, felsdurchsetzte, steile Hänge benötigt (BURCKHARDT 1961).

Anders liegen die Verhältnisse beim Rotwild. Seit einer Reihe von Jahren werden in schneereichen Wintern mehr oder weniger grosse Hirschsterben gemeldet, die letztlich auf Nahrungsmangel zurückzuführen sind (BURCKHARDT 1957). Es scheint, dass die von den Sterben betroffenen Gebiete sich im Verlaufe der Zeit etwas verschoben haben. Im Winter 1944/45 war vor allem die Gegend Trupchun-S-chanf betroffen, 1952/53 das Gebiet von Zernez und 1959/60 das Münstertal und Zernez. (Tab. 1.)

TABELLE 1

Rotwildbestand und Wintersterben im untersuchten Gebiet.

Jahr	Geschätzter Bestand im National-P.	Wintersterben in Umgebung	Ungefäher Bestand im ganzen Gebiet
1915	9	—	9
1920	21	—	30
1925	96	—	150
1930	136	—	200
1935	210	—	300
1940	440	—	600
1945	390	93	500
1950	660	120	800
1955	1000	240	1400
1958	1300	20	2000
1959	1200	500	2000
1960	850	50	1300

Welches Ausmass diese Winterverluste für die Population eines bestimmten Gebietes annehmen können, mögen folgende Angaben aus dem Raume von Zernez zeigen: Bestand im Herbst 1959 140 Stück Rotwild auf rund 500 ha. Bestand im März 1960 50 Stück. Abgang durch Wintersterben 90 Stück, dh 65% des Bestandes. Mit einiger Sicherheit dürfen wir aus den Berichten über den Wildbestand des Parkes auf das Auftreten solcher Hirschsterben auch im Gebiete des Parkes schliessen. 1916/17, 1923/24, 1930/31 und 1934/35 werden als für das Wild verlustreiche Winter genannt. Es ist nicht von der Hand zu weisen, dass dadurch kleine örtliche Bestände mit der Zeit aufgerieben werden. Dafür spricht die Tatsache, dass die Schwerpunkte der Sterben, die Hauptgebiete der Überwinterung, aber auch die Besiedlung der Sommerquartiere

im Nationalpark sich langsam verschieben. Amerikanische Untersuchungen deuten daraufhin, dass ältere Tiere am Sommer- und Winterquartier festhalten, auch wenn das Nahrungsangebot infolge Übernutzung bereits stark zurückgegangen ist (SCHWARTZ, MITCHEL 1945). Auf Grund dieser Beobachtungen und Überlegungen können wir folgende Hypothesen zur Erklärung der Wanderungen aufstellen:

1. Eine saisonbedingte Bereitschaft zu Wanderungen scheint für das Rotwild allgemein typisch.
2. Letztlich werden die Wanderungen durch Nahrungsmangel, bedingt durch zu hohen, Bestand und ungünstige Witterung verursacht.
3. Direkt werden die Wanderungen nur teilweise durch die Witterung ausgelöst.
4. Im Grossen bestimmen topographische Verhältnisse die Wanderwege. Im Einzelnen scheinen sie aber auf der Erfahrung bestimmter Tiere zu beruhen.
5. Winter- und Sommerquartier scheinen von der Mehrzahl der Tiere auch dann immer wieder aufgesucht zu werden, wenn der Lebensraum durch übermässigen Bestand bereits schwer geschädigt ist und nicht mehr allen Individuen genügend Nahrung bieten kann.
6. Einzelne Individuen, möglicherweise jüngere Tiere, die schon selbständig sind, suchen neue Gebiete auf. Sie können den Kern zu neuen Winter- und Sommerquartieren bilden. Ob diese Abwanderung bei hoher Population relativ grösser ist, ist unbekannt.
7. Wintersterben scheinen lokale Populationen und damit die Tradition eines Winterquartiers auslöschen zu können.
8. Theoretisch müssen deshalb die Wanderwege immer länger werden.

Solche Spekulationen mögen anregend sein. Eine Beweiskraft kommt ihnen aber nicht zu. Nur auf Grund von einwandfrei erkennbaren, d.h. individuell markierten Hirschen können die Fragen beantwortet werden.

ERSTE ERGEBNISSE DURCH BEOBSACHTUNG
VON MARKIERTEM ROTWILD

Aus den genannten, aber auch aus andern Gründen werden seit zwei Jahren in den Wintereinständen an einzelnen Stellen des Untersuchungsgebietes Hirschwild zur Markierung gefangen. Über die Fangmethoden und Markierungstechnik wurde ausführlich an anderm Orte berichtet (SCHLOETH, KLINGLER, BURCKHARDT 1960, SCHLOETH im Druck). Bis heute stehen uns 29 Stück Rotwild mit individueller Marke zur Verfügung (24 mit Halsband, 5 mit Kennzeichen an Ohrmarke) und 18 Hirsche nur mit einer Ohrmarke versehen.

TABELLE 2

Markierungen und Beobachtung markierter Hirsche zu verschiedenen Jahreszeiten.

Rotwild	Anzahl Markierte		Beobachtete Individuen				Eingänge 1960. 1961
	1960	1961	Frühling 1960	Sommer 1960	Herbst 1960	Winter 1960/61	
♀ ad.	15	12	9	10	4	14	5
♀ subad.	—	1	—	—	—	1	—
♂ ad.	3	1	1	2	—	1	—
♂ subad.	1	2	1	1	—	2	—
♀ juv.	5	5	4	5	1	5	1
♂ juv.	7	1	3	4	—	1	—
Total individ. Mark.	15	19	9	10	4	18	5
Total Ohrmarkentiere	16	3	9	12	1	3	1

Durch systematische Beobachtungen im Parkgebiet (Sommer) und dessen Umgebung (Frühling, Herbst, Winter) konnten mit Hilfe der markierten Tiere im ersten Jahr der Untersuchungen eine Reihe wertvoller Ergebnisse gesammelt werden.

An den Beobachtungen waren neben dem Leiter der Versuche, R. SCHLOETH, 2 ständig zur Verfügung stehende Wildbeobachter,

2 Parkwächter, 6 Grenzwächter und verschiedene weitere gelegentliche Mitarbeiter beteiligt. Seit dem 1. Januar 1960 konnten insgesamt 315 Einzelbeobachtungen an markiertem Rotwild angestellt werden. Von 11 im Frühling 1960 frei lebenden Halsbandtieren wurden bis heute alle mindestens einmal im Beobachtungsgebiet registriert. Die gute Sichtbarkeit der Bänder auf Distanz ergab nur 8% unsichere oder unbestimmbare Meldungen von Halsbandtieren (Tab. 2).

Die Abwanderung aus den Wintereinständen oder deren nächster Umgebung erfolgte im ganzen Gebiet ziemlich gleichzeitig, ebenso die Ankunft in den Sommereinständen. Im Jahre 1960 spielte sich die eigentliche Wanderung zwischen dem 20. und 28. Mai ab. Einzelne Tiere konnten an aufeinanderfolgenden Tagen in ganz verschiedenen Räumen beobachtet werden. Nach der Ankunft im Parkgebiet scheint das Rotwild seine eigentlichen Sommereinstände langsamer aufzusuchen. Falls uns nicht eine zufallsbedingte Lücke in den Meldungen zu diesem Schlusse verleitet, verbleibt das Rotwild vorerst in einem Zwischeneinstand. Während des Sommers konnte im ursprünglichen Winterquartier (Engadin, Münstertal) kein markiertes Tier festgestellt werden. Offenbar trat der weitaus grösste Teil des ansässigen Rotwildes die Wanderung nach entfernteren und höher gelegenen Gebieten an. Markierungen in weitem Winterquartieren (z. B. Tirol, mittleres Unterengadin) werden zeigen, ob sich die während des Sommers in den Wintereinständen der bis heute markierten Hirsche aufhaltenden Tiere aus tiefer liegenden Gebieten stammen, und ob sich einzelne Populationen in den verschiedenen Jahreszeiten ablösen. Folgende Haupt-Wanderrouen wurden in Parknähe anhand markierten Rotwildes bis jetzt ermittelt:

Zernez-Laschadura-Il Fuorn; Zernez-Falcun-Murtèr; Valchava-Lü-Buffalora-La Schera; Valchava-Tschierv-Buffalora-Stabelchod.

Die Grenze der Besiedlung des Nationalparks durch östliche (Münstertaler) und westliche (Engadiner) Hirsche verläuft nach den ersten gesicherten Beobachtungen von La Schera bis Il Fuorn. Eine Vermischung von Ost und West wurde in der Wiese bei Il Fuorn festgestellt (Abb. 1).

Eine Hirschkuh, die bei Capella (Cinuos-chel) markiert worden war, wechselte nur die Talseite, um den ganzen Sommer über in der Gegend von Val Flin-Val Torta zu verbleiben. Bis jetzt

konnte diese Kuh 50 mal beobachtet werden, eine andere 25 mal. 2 Hirschkühe wurden bei Bevers markiert. Auch sie wechselten im Sommer nur die Talseite. Bis jetzt konnte leider noch nicht definitiv bestätigt werden, ob sie in Richtung Unterengadin abgewandert sind, da nur eine unsichere Beobachtung vorliegt. Es war übrigens auffällig, dass die beiden in einem Stall markierten Kühe später stets auch zusammen festgestellt wurden.

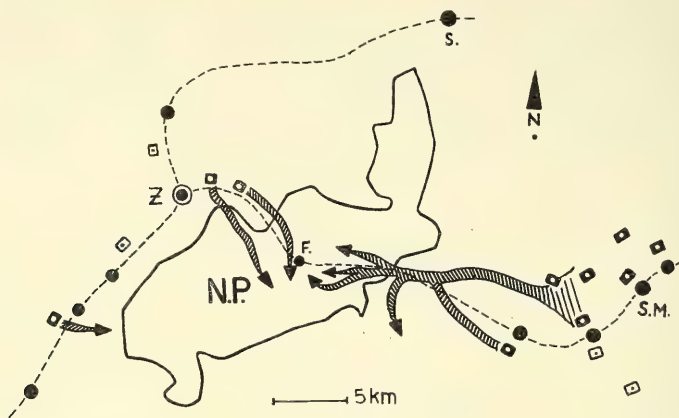


Abb. 1.

Bis jetzt festgestellte Wander-Routen von Ost (S.M.: Santa Maria im Münstertal) und West (Z.: Zernez) in den Nationalpark (N.P.). ----: Hauptstrassen; schwarzer Kreis: Ortschaften; schwarzes Viereck/weisser Punkt: Markierungsorte Winter 1959/60; weisses Viereck/schwarzer Punkt: Markierungsorte Winter 1960/61; F: Il Fuorn; S: Schuls.

Zum Teil wurden von einzelnen markierten Tieren grössere Distanzen durchwandert. Ein Münstertaler Schmaltier, das man während des Sommers im Gebiet Stabelhod registriert hatte, wurde im November 1960 in Burgeis (Südtirol) erlegt: Es hatte vom Sommerstandort aus ca 40 km zurückgelegt. Rund 20 km wurden von 12 Tieren durchwandert, während die übrigen zwischen 10 und 15 km zurücklegten. Meldungen, wonach viele Nationalparkhirsche in den Stelvio-Park ausgewandert sind, konnten durch markierte Tiere bis jetzt nicht bestätigt werden. Wie uns mitgeteilt wurde, wurde ein bei Zuoz durch Private markierter Hirsch im Puschlav (ca 50 km von Zuoz) erlegt.

Von 11 Halsbandtieren konnten 8 in der Nähe ihres Markierungsortes mit Sicherheit festgestellt werden, ferner liegt eine

noch unbestätigte Meldung der 9. Kuh vor. Die 2 Hirschkühe von Bevers (10 und 11) sollen angeblich bei S-chanf gesehen worden sein. An den Fangstellen bei Zernez wurden im Dezember 1960, resp. Januar 1961 zwei im vorhergehenden Winter markierte Hirschkühe am selben Ort wiedergefangen. Bei der einen Kuh wurde das Halsband ausgewechselt. 3 Ohrmarkentiere konnten ebenfalls in den ursprünglichen Wintereinständen notiert werden.

Im engeren Einstandsrayon wechselten die markierten Stücke in einem Raum von 1-3 km. Grössere Verschiebungen innerhalb des Sommereinstandes wurden nicht festgestellt. Im Wintereinstand scheint die Standorttreue noch grösser zu sein. Ob das zum Teil durch die Winterfütterung bedingt wird, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden.

Wir stehen heute am Anfang dieser Untersuchungen. Es wird mehrere Jahre intensiver Feldarbeit erfordern, bevor wir genügend gesicherte Angaben machen können, die das Wesen der Rotwild-Wanderungen im allgemeinen und diejenigen im Nationalparkgebiet erklären können.

LITERATUR

- BILLWILLER, R. 1948. *Die klimatischen Verhältnisse im Schweizerischen Nationalpark*. In BRUNIES: 104-112.
- BRUNIES, St. 1948. *Der Schweizerische Nationalpark*. Basel.
- BURCKHARDT, D. 1957: *Über das Wintersterben der Hirsche in der Umgebung des Nationalparkes*. Schweizer Naturschutz 23: 1-5.
- 1958. *Observations sur la vie sociale du cerf (Cervus elaphus) au Parc National Suisse*. Mammalia 22: 226-244.
- 1959. *Über die biologischen Ursachen der Wildschäden im Wald*. Schweiz. Ztsch. f. Forstwiss. 110: 598-616.
- 1961. *Aus dem Leben des Steinbockes*. Schweizer Naturschutz 27: 10-14.
- HEGG, O. 1961. *Analysen von Grosswildkot aus dem Nationalpark zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung*. Rev. Suisse de Zool. 68: .
- KURTH, A., A. WEIDMANN und F. THOMMEN 1960: *Beitrag zur Kenntnis der Waldverhältnisse im Schweizerischen Nationalpark*. Mitt. Schweiz. Anst. f. d. forstl. Versuchsw. 36: 221-378.
- SCHLOETH, R. 1961. *Markierung und erste Beobachtungen von markiertem Rotwild im Schweiz. Nationalpark und dessen Umgebung*. Erg. d. wiss. Unters. im Nat. Park (im DRUCK).

- SCHLOETH, R., K. KLINGLER und D. BURCKHARDT 1960. *Markierung von Rotwild in der Umgebung des Schweizerischen Nationalparks*. Rev. Suisse de Zool. 67: 281-286.
- SCHWARTZ, John E. und Glenn E. MITCHELL 1945. *The Roosevelt Elk on the Olympic Peninsula, Washington*, Jl. Wildl. Managem. 9: 295-319.
-

N^o 12. **Hegg**, Bern. — Analysen von Grosswildkot aus dem schweizerischen Nationalpark zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung¹. (Mit einer Textabbildung und 2 Tabellen.)

Um über die Zusammensetzung des Futters freilebender Pflanzenfresser Auskunft zu erhalten, bestehen grundsätzlich mehrere Möglichkeiten:

1. *Beobachtungen im Feld.*

a) Die Tiere werden beim Aesen beobachtet. Dabei wird festgestellt, welche Pflanzen abgebissen werden. Derartige Beobachtungen wurden ausgeführt von TENER (1954). Er beobachtete Moschusochsen und notierte, wie lange sie sich an einer Pflanze aufhielten. Dies wäre die ideale Methode, weil sie qualitativ und quantitativ richtige Resultate liefern kann. Dagegen ist sie schwierig durchzuführen: die Futterpflanzen sind auf Distanz oft nicht erkennbar, die Tiere sind scheu, sie fressen auch nachts. Um einen vollständigen Speisezettel eines Tieres zu erhalten, muss dieses längere Zeit ständig beobachtet werden, auch bei Ortswechsel.

¹ Die Arbeit wurde ausgeführt im Botanischen Institut der Universität Bern mit einer Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung. Für diese, sowie für die fortwährende tatkräftige Unterstützung durch die Herren Prof. Dr. M. WELTEN, Bern, Prof. Dr. J. G. BAER, Präsident der wissenschaftlichen Nationalparkkommission, Prof. Dr. P. BOVEY, Präsident der zoologischen Subkommission und Dr. D. BURCKHARDT möchte ich meinen besten Dank aussprechen.

b) An Aesungsplätzen wird nach der Aesung festgestellt, welche Pflanzen abgebissen wurden. Diese Methode müsste ähnlich gute Resultate liefern wie die direkte Tierbeobachtung. Sie ist ziemlich zeitraubend, da auf vielen Probeflächen der Verbiss der einzelnen Futterarten ausgezählt oder abgeschätzt werden muss. Sie gibt auch nicht das Bild der Nahrung einer Art, sondern des gesamten pflanzenfressenden Tierbestandes der Gegend, wenn sie nicht so ausgeführt wird, wie es MUNTHER-KAAS (1959) beschreibt: durch Verfolgen einer Fährte im Schnee und Auszählen aller an dieser Fährte verbissenen Pflanzen.

2. Untersuchungen im Labor.

a) Panseninhalte können auf die darin enthaltenen Nahrungsteile untersucht werden (JENSEN 1958). Im Pansen der Wiederkäuer sind die Pflanzenteile teilweise noch gut erhalten und bestimmbar. Es sind aber auch hier weiche, krautige Blätter bereits durch die Verdauung zerstört.

Eine Mageninhaltsanalyse liefert die Zusammensetzung der Nahrung eines Tieres zu einem bestimmten Zeitpunkt. Um die Kurven der durchschnittlichen Zusammensetzung der Nahrung einer Tierart während eines Jahres zu erhalten, müssen deshalb Proben verschiedener Tiere von verschiedenen Jahreszeiten untersucht werden. Für jede Probe muss ein Tier seziiert werden.

Die Methode der Panseninhaltsanalyse ist deshalb vor allem eine wichtige Ergänzung und Kontrolle anderer Methoden.

b) Kotanalysen: auch im Kot sind noch Reste nicht verdauter Pflanzen eindeutig bestimmbar, wie DUSI (1949) bei Hasen zeigte. Wohl sind manche Arten fast ganz verdaut, wahrscheinlich bleibt aber doch von den meisten die Cuticula übrig, die allerdings nicht mehr bestimmt werden kann. Die Gesamtheit der Cuticularreste kann aber verwendet werden, um die bestimmbaren Reste in ein Verhältnis zur Gesamtnahrung zu setzen. Trotzdem aus diesem Grund durch Kotanalyse nicht alle Nahrungsbestandteile erfasst werden können, sind brauchbare Resultate möglich.

Die Untersuchung einer Kotprobe gibt wie die Untersuchung eines Panseninhaltes die Zusammensetzung der Nahrung eines Tieres zu einem bestimmten Zeitpunkt. Kotproben sind aber leicht

in beliebiger Menge zugänglich. Diese Methode soll im Folgenden eingehender beschrieben werden.

Möglichkeiten der Kotanalyse.

Im untersuchten Kot aus dem Nationalpark waren verschiedene Pflanzenteile feststellbar. Schon makroskopisch liessen sich Nadelstücke von Gymnospermen und Erica, Stücke von Grasblättern, hartem Laub, Holz, Rinde und Moosen, und dazu Samen erkennen. Mikroskopisch dominierten Fetzen von Epidermen und Cuticula das Bild, dazu kommen Pollen, Sporen von Farnen, Moosen, Flechten und Pilzen, dann Einzelzellen aus Blattgeweben und freie Verstärkungsleisten aus verdauten Leitbündelzellen.

Wenn es darum geht, eine möglichst lange Artenliste der gefressenen Pflanzen zu erhalten, so wird man mit Vorteil makroskopisch und mikroskopisch untersuchen. Es ist dann aber nicht möglich, den Anteil einer Art am Gesamtfutter zu ermitteln. Wenn das Ziel der Untersuchung ist, vielleicht vorhandene Unterschiede in der Ernährung verschiedener Tierarten oder zu verschiedenen Zeiten zu finden, dann wird eine rein mikroskopische Untersuchung mit dem Hauptgewicht auf den Epidermis- und Cuticula-Fetzen vorzuziehen sein. Unter der Annahme, dass alle gefressenen Blätter die Verdauung als Epidermis oder Cuticula überstehen, lässt sich durch Auszählen aller dieser Teile der Anteil jeder noch erkennbaren Art an der Gesamtnahrung finden. Die Summe der Cuticularreste entspricht dann der Menge der gefressenen Blätter mit weichen Epidermen, die in der Verdauung zerstört werden. Selbst wenn, wie es wahrscheinlich ist, nicht wirklich alle Blätter im Kot noch als Cuticula feststellbar sind, so ergibt sich doch bei einer derartigen Analyse ein zur Behandlung gewisser Fragen benützbare quantitatives Bild der Nahrung des Wildes.

Der Anteil von gefressenem Holz und Rinde ist mit dieser Methode allerdings nicht ohne weiteres zu erhalten.

Um sich eine Vorstellung über die möglichen Fehler machen zu können, müssten Versuche mit Gehegetieren ausgeführt werden, bei denen bei bekanntem Futter der Kot untersucht werden müsste.

In der ersten Etappe der Untersuchungen über die Ernährung des Nationalparkgrosswildes, über die hier berichtet werden soll, wurden vor allem mikroskopische Kotanalysen durchgeführt.

Die Untersuchungsmethode.

Dusi (1949) arbeitete an Hasenkot, an dem solche Untersuchungen einfach durchzuführen sind. Seine Untersuchungsmethode musste deshalb ausgebaut werden.

Die Kotproben müssen frisch gesammelt werden. Dann trocknet man sie an der Luft und kann sie nachher zur Untersuchung beliebig aufbewahren.

Für makroskopische Untersuchungen wird der Kot in Wasser eingeweicht und auf einem Sieb gewaschen. Das Auszählen der Teile geschieht unter dem Binokular in Wasser.

Herstellung von mikroskopischen Kotpräparaten.

1. Einweichen des Kotes in Wasser, ca 1 Tag. $1 \times Z$.
2. Im Wasserbad 5 Min. kochen in KOH 10%. $2 \times Z$.
3. Material in Wasser kräftig schütteln löst die Epidermen.
4. Dekantieren trennt Einzelzellen, Pollen, Sporen von den grösseren Epidermistteilen ab, ebenso die groben Holz- und Rindenteile.
5. Färben in Sudan III (alkoholische Lösung) 1 Std. $2 \times Z$.
6. Präparat in Glyceringelatine oder Glycerin mit einem Wachsrand.

Z = Auswaschen in Wasser und zentrifugieren oder stehen lassen.

Um die in den Präparaten vorhandenen Epidermen bestimmen zu können, müssen Vergleichspräparate hergestellt werden. Dazu wurde folgende Methode verwendet (ebenfalls nach Dusi 1949 verändert):

Herstellen von Vergleichspräparaten von Epidermen.

1. Kleine frisch gesammelte Blattstücke oder solche aus dem Herbar werden verwendet. Herbarmaterial muss zuerst in Wasser eingeweicht werden, eventuell durch Aufkochen in Glycerin-Wasser-Gemisch.
2. In einem Mazerierungsgemisch (frisch angesetzt) von je 1 Teil Chromsäure 10% und Salpetersäure 10% werden die Stücke im Wasserbad während 5 Min. bis 1 Stunde auf

ca 50° C gehalten. Die Zeit variiert je nach Widerstandsfähigkeit. Man nimmt zur Kontrolle ein Stück heraus und schüttelt es in Wasser. Wenn sich die Epidermis ablöst, ist genügend mazeriert. Zu langes Mazerieren zerstört auch die Epidermis.

3. Aufschwemmen in Wasser, Schütteln.
4. Färben und Einschliessen wie für Kotpräparate.

Sudan III färbt das Cutin. Falls den Epidermis-Zellgrenzen entlang eine dickere Cutinschicht vorhanden ist, so werden diese Grenzen sehr deutlich sichtbar. Bei Gramineen werden die Korkkurzzellen sehr schön gefärbt.

Vorläufige Resultate.

Es wurden über 200 Kotproben aus dem Nationalpark untersucht, die von Dr. D. Burckhardt in den Jahren 1955-57 während seines Aufenthaltes zur Beobachtung des Grosswildes gesammelt wurden.

Ueber die in diesen Kotproben unterschiedenen Pflanzenarten und Artengruppen gibt Tabelle I Auskunft. Dazu sind folgende Bemerkungen zu machen:

Pinus silvestris umfasst auch *P. mugo*, die anhand der Epidermis nicht sicher unterschieden werden konnte.

Picea excelsa wurde in einer nicht genau datierten Rehkotprobe mit 75% festgestellt.

Larix decidua: es ist erstaunlich, wie häufig diese Nadeln gefunden werden. Es scheint, dass Hirsch und Reh sie im Winter vom Boden aufnehmen, und zwar nicht nur zufällig mit anderer Nahrung, sonst könnten nicht Anteile von 30% zustande kommen. Der im Feld feststellbare Verbiss der Lärche ist gering (BURCKHARDT 1959).

Varia: Diese Gruppe umfasst gut erhaltene Epidermen, die bisher noch nicht bestimmt werden konnten. Der Anteil von maximal 60% beim Reh im Winter ist erklärlich, weil die entsprechenden Proben aus dem Münstertal stammen. Sie enthalten verschiedene Arten, von denen noch keine Vergleichspräparate hergestellt wurden.

Gramineen: Diese sind im allgemeinen gut erhalten und können wahrscheinlich noch weiter aufgeteilt werden, z. T. bis zur Art. (METCALFE 1960).

TABELLE I

*Häufigkeit und maximaler Anteil der unterschiedenen Pflanzen
an der Nahrung von Hirsch, Reh und Gemse.*

Kolonne 1: Anzahl Proben, in denen die Art vorkommt

Kolonne 2: Grösster in diesen Proben festgestellter Anteil in Prozent an der Gesamtnahrung (+ = nur Spuren)

	Hirsch				Gemse				Reh			
	Sommer		Winter		Sommer		Winter		Sommer		Winter	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Anzahl Proben	42		81		20		21		2		37	
Gymnospermen total	42	30	81	59	12	16	21	34	1	12	37	70
davon:												
Pinus silvestris	41	15	70	21	8	5	21	26	1	+	26	23
P. cembra			2	+	1	+	1	+			3	2
Picea excelsa	3	+	59	45	2	2	5	2			30	61
Larix decidua	11	2	79	30	7	4	13	4			35	24
Juniperus communis	30	30	75	21	8	14	15	11	1	12	33	18
Ericaceen total	41	46	73	47	15	50	21	47	2	42	35	66
davon:												
Erica carnea	41	24	57	37	15	30	21	47	2	23	26	51
Calluna vulgaris	4	3	10	3	1	5	1	+			2	1
Vaccinium myrtillus	24	28	25	25	4	3	6	+	1	+	18	54
V. vitis-idaea	25	18	65	33	1	14	6	1	1	19	28	32
Arctostaphylos uva-ursi	2	+			2	+					5	4
Rhododendron sp.	3	5	5	1	1	2	5	+				
Polygala chamaebuxus	23	7	22	5	7	6	20	12	2	3	9	6
Varia	42	28	77	16	19	19	21	33	2	20	35	60
Immergrüne total	42	66	81	74	20	65	21	73	2	63	37	91
Gramineen	42	50	81	68	20	57	21	61	2	23	35	46
Cyperaceen + Juncaceen	42	19	64	13	16	18	21	17	2	45	24	10
Grasartige total	42	61	81	70	20	57	21	73	2	57	36	46
Krautartige	42	81	81	65	20	86	21	32	2	17	36	78
Farne	6	1	4	+			7	1	1	+	4	2
Moose	29	10	52	14			3	+	1	1	11	2

Cyperaceen und *Juncaceen* sehen sich in der Epidermis sehr ähnlich, es gelang noch nicht, sie zu unterscheiden. Es kommen jedenfalls vor allem *Carex*- und *Luzula*-Arten in Frage.

Krautartige: Hier wurden alle nur als Cuticula erhaltenen Arten zusammengefasst. Die Gruppe umfasst sommergrüne Kräuter, Stauden, Sträucher und Bäume. In seltenen Fällen sind an der Cuticula noch einzelne Epidermiszellen erhalten, sodass eine weitere Bestimmung vielleicht noch möglich wäre. Es ist aber wichtig, dass diese Gruppe mitgezählt wird, um den prozentualen Anteil der bestimmbareren Arten an der Gesamtnahrung zu erhalten und nicht am schwer verdaulichen Anteil.

Farne: Sie sind an ihren Spaltöffnungen relativ leicht erkennbar, doch sind sie als Futter offenbar nebensächlich.

Moose: Sie sind meist gut erhalten und leicht als Moose erkennbar. Einzelne grosse Stücke könnten von Spezialisten weiter bestimmt werden. Als Nahrung haben sie kaum grosse Bedeutung.

Flechten: Sie wären als Futter wahrscheinlich bedeutungsvoll; aber es scheint, dass von ihnen nur die Sporen die Verdauung überstehen.

Holz und Rinde: Beides wurde in dieser Arbeit vernachlässigt.

Die Zusammensetzung einzelner Proben ist aus Tabelle II ersichtlich. Sie umfasst alle 39 untersuchten Kotproben vom Reh. Sie zeigt deutlich, dass die einzelnen Proben sich oft stark unterscheiden, auch wenn sie in der gleichen Gegend gesammelt wurden, wo für alle Tiere die gleiche Futtersauswahl da ist.

Wenn alle Proben aus den Monaten Juni bis Oktober zusammengefasst werden als Sommerproben, jene von November bis März als Winterproben, so ergibt sich Fig. 1. Hier lassen sich eindeutige Unterschiede zwischen den drei Tierarten und zwischen Sommer und Winter feststellen. Man beachte, dass die Werte für das Reh im Sommer unsicher sind, da sie auf nur zwei Proben beruhen. Alle übrigen augenfälligen Unterschiede sind statistisch gut gesichert.

Es scheint mir, dass anhand dieser Figur folgende Schlüsse gezogen werden können:

1. Hirsch und Gemse sind in ihrer Futterwahl ziemlich ähnlich. Durchwegs fressen sie viele Grasartige, dazu kommt im Sommer viel Krautiges, im Winter viel hartes Laub. Als harte Winternahrung bevorzugt der Hirsch die *Gymnospermen*, die Gemse dagegen die Zwergsträucher (*Ericaceen* und *Varia*). Im Sommer ist die Gemse noch stärker Krautäser als der Hirsch. Auffallend ist für beide die mehr oder weniger gleichbleibende Menge der Grasartigen.

2. Das Reh unterscheidet sich von den beiden andern Arten. Es frisst durch das ganze Jahr erstaunlich viel hartlaubige Pflanzen und im Winter auffallend wenig Grasartige. *Gymnospermen* und *Ericaceen* sind offenbar ziemlich gleichwertig.

3. Die Frage, ob zwischen den einzelnen Tierarten Futterkonkurrenz herrscht, lässt sich noch nicht eindeutig beantworten.

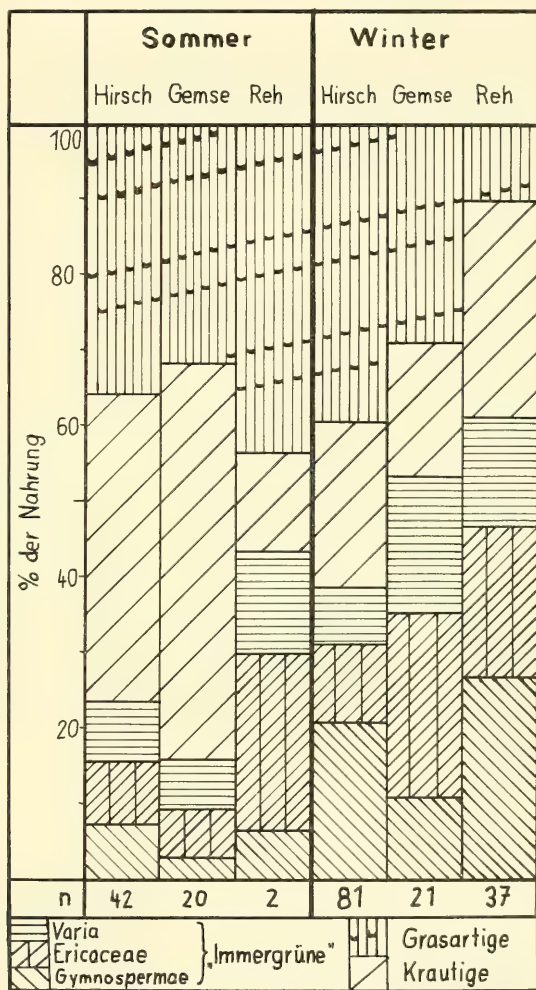


FIG. 1

Zusammensetzung der Nahrung von Hirsch, Reh und Gemse im Sommer und im Winter. n = Anzahl der untersuchten Proben:

Immerhin ist es wahrscheinlich, dass im Winter, wo alle drei Arten viel Wintergrünes fressen, das Reh, das ja darauf vor allem angewiesen ist, in Gebieten mit viel Hirschen oder Gemsen von diesen bedrängt werden kann, da diese neben dem Wintergrünen auch mit anderem Futter vorlieb nehmen können. Um hier klar zu sehen, ist es nötig, neben Nahrungsuntersuchungen irgendwelcher Art auch die Tiere genau zu beobachten, vor allem ihre Fressplätze zu erkennen.

4. Mikroskopische Kotanalysen anhand von Epidermis- und Cuticularesten sind geeignet, über die Zusammensetzung der Nahrung von Hirsch, Reh und Gemse zu orientieren. Sie sollten allerdings wenn möglich durch andere Untersuchungen ergänzt werden.

Ob sich Kotanalysen auch für andere Pflanzenfresser eignen, kann nicht gesagt werden. Untersuchte Proben von Schneehase waren vielversprechend, dagegen zeigten solche von Murmeltier und Steinbock sozusagen nur Cuticula. Ob dies auf eine bessere Verdauung oder auf krautartige Hauptnahrung zurückzuführen ist, lässt sich noch nicht sagen.

Untersuchungen wie die geschilderten können und müssen noch weiter ausgebaut werden. Es muss versucht werden, möglichst viele Teile so weit als möglich zu bestimmen. Je mehr einzelne Arten bestimmt werden können, umso eher ist es möglich, über das Biotop, in dem gefressen wurde, etwas auszusagen. Vielleicht ist es sogar möglich, dass anhand von pflanzensoziologischen Charakterarten die beweidete Pflanzengesellschaft bestimmt werden kann. Dann wären weitere Schlüsse auf die Lebensweise der Tiere möglich. Kotanalysen sollten aber wenn immer möglich ergänzt werden durch Untersuchungen von Panseninhalten und durch Beobachtungen im Feld.

Zusammenfassung.

Es wird eine Methode dargestellt, um aus Pflanzenfresserkot mikroskopische Präparate zu machen, in denen die Nahrungsbestandteile quantitativ erfasst werden können. Eine Methode zur Herstellung von Vergleichspräparaten von pflanzlichen Epidermen wird beschrieben.

Die Resultate von über 200 Kotproben von Hirsch, Gemse und Reh aus dem schweizerischen Nationalpark werden zusammenge-

T

Zusammenstellung aller untersuchten Proben von Re.
Die Werte sind in % angegeben, +

Sammelmonat			November 55				Dezember 55				Februar 56			März
Sammelnummer	117	160	224	225	226	233	262	263	269	270	275	276	277	287 293 2
Sammelort + Datum	Grimmels 31.8.55	La Schera 4.10.55	La Rosta 21.11.				Baselgia 9.12.				Lüsai 24.2.			Laschadura 6.3.
						Selva 23.11.			Laschadura 21.12.					
Pinus silvestris		+	+			1	3	3	+	2				22 1
Pinus cembra			+	+			+	4	+		+			+
Picea			+	+			+	2	+		17	12	10	26 3
Larix			+	+	+	1	+	1	+	6	2		+	4
Juniperus communis . . .		12	+	1			+			6				3 6
Gymnospermen total . .		13	1	2	1	2	4	10	1	14	20	12	11	52 14
Erica	23	4	12	1	2	51	1		51	12			14	28
Calluna														
Vaccinium vitis-idaea . .	19		10	13	16		7	12	3	20	1			1 6
Vaccinium myrtillus . .		+	30	8	7		54	17	1	3	+			
Arctostaphylos uva-ursi .											4			
Ericaceae total	42	5	52	22	25	51	66	29	55	35	2	4	2	29 6
Polygata chamaebuxus	+	3				6				46			2	
Varia	20	3	9	6	6	8	7	8	14	13	30	60	27	10 34
„Immergrüne“ total . . .	63	24	61	30	32	67	73	47	70	64	52	78	39	91 54
						48				63			56	
Gramineae	23	12	1	21	12	4	2	6	3	11	6	2	2	1 1
Cyperaceae	7	45	+	2	6	10	4	+		5	+		+	
Graminoide total	30	57	2	23	18	14	6	7	3	16	7	2	3	1 1
						14				8			4	
Unbestimmbar	6	17	36	46	49	17	20	46	26	20	41	21	57	7 46
Leguminosen														
Kraut total	6	17	36	46	49	17	20	46	26	20	41	21	57	7 46
						37				28			40	
Farn		+				1							2	
Moos	1			+		2	1				+			
Ausgezählt total	288	546	267	261	273	485	225	232	223	218	207	231	163	273 188 1

LE II

zur Demonstration der Variabilität der Einzelproben.

turen, *kursiv* -- Monatsdurchschnitte.

	Nov. 56	Dezember 56								Januar 57				Februar 57				März 57			
4 306	659 660	610 611 617 618 619 620 621									601 602 603 604					644 645 646 647					
	Varusch 40.11. Baselgia 42.11.	Prasura 8.12.	Baselgia 4.12. Gondas 4.12.								Crusch 18.1.					Baselgia 2.2. Baselgia 26.2. Chavos 2.2.	Laschadura 13.3.				
5	+ 1	5	+ 11 9 19								3 1 2 6					23 1 2	5 5 8 7				
3 4 +	6 + 3 8 3 2	13 17 9 13 8 3 24 5 6 19 15 3 8 12 2 18 7 3									23 44 27 61 19 6 14 2 6 3 11 +					2 36 5 15 4 1 8 6 + 4 + 5	8 25 7 22 15 21 21 10 5 5 2 9				
3 34 +	13 12 2 12	50 34 17 51 30 18 20 1 2 2 5 1 4 + + 16 2 11 12 32 20 6 1 + + 1									51 54 54 70 10 1 9 57					7 65 15 28 29 7 23	33 56 38 48 47 14 35 2 44				
+ 2	25 1 3										+ 6 + 1					16 8 2 + 4 + 1 1 +	+ 9				
3 8 +	30 1 16	7 19 4 16 15 37 22 5 4 15 13 4 + 2									12 1 16 1 8 14 13 7					17 1 20 26 16	47 15 35 11 27				
49 58	57 37 47	61 73 21 80 51 56 44 55									72 69 84 77 75					40 79 55 76 62	7 9 8 8				
46	8 3 2	25 14 3 7 14 23 + 3 6 2 6 8									2 3 4 1 +					37 1 2 +	5 8 8 2 2 1 5 +				
46 13	10 3 6	28 20 3 9 20 30 1 16									2 3 5 1 3					37 2 2 10	7 9 13 3 8				
5	34 61	5 78 12 15 15 56 +									27 27 11 23					23 21 44 20	7 10 7 30				
5 28	34 61 48	6 78 12 15 15 56 26									27 27 11 23 22					23 21 44 20 23	7 10 7 30 13				
	+	1 2 2 2														+	+				
184	212 215	165 173 182 243 397 171 247									263 148 278 185					252 223 287 215	248 300 236 258				



TABELLE II

Zusammenstellung aller untersuchten Proben von Rehket zur Demonstration der Variabilität der Einzelproben.

Die Werte sind in % angegeben. + = Spuren, kursiv -- Monatsdurchschnitte.

Sammelmonat			November 55				Dezember 55				Februar 56				März 56				Nov. 56				Dezember 56				Januar 57				Februar 57				März 57																				
Sammelnummer	117	160	224	225	226	233	262	263	269	270	275	276	277	287	293	294	301	306	659	660	610	611	617	618	619	620	621	601	602	603	604	615	616	617	650	651	652	653																	
Sammelort + Datum		Grimmels 31.8.55	La Sbera 4.10.55	La Rosta 21.11.				Selva 23.11.				Baselgia 9.12.				Laschadura 21.12.				Lösal 24.2.				Laschadura 6.3.				Sur Crusch 12.3. Baselgia 15.3.				Varusch 10.11. Baselgia 12.11.				Prasura 8.12.				Baselgia 4.12. Gondas 4.12.				Crusch 18.1.				Baselgia 2.2. Baselgia 26.2. Chavos 2.2.				Laschadura 13.3.			
Pinus silvestris		+	+			1	3	3	+					22	1		5		+	1	5		+	11	9	19		3	1	2	6		23	1	2		5	5	8	7															
Pinus cembra			+	+	+			4	+					26	3		38	29			13	17	9	13	8	3		23	44	27	61					8	25	7	22																
Picea			+	+	+		+	2	+					3	6	2	1	+			24	5	6	19	15	3		19	6	14	2		4	1	8	6	15	21	21	10															
Larix			+	+	+	1	+	1		6				3	6	2	1	+			8	12	2	18	7	3	+	6	3	11	+		+	4	+	5	5	5	2	9															
Juniperus communis		12																																																					
Gymnospermen total		13	1	2	1	2	4	10	1	14	20	12	11	52	14	5	48	34	13	12	50	34	17	51	30	18	20	51	54	54	70	7	65	15	28	33	56	38	48																
Erica	23	4	12	1	2	51			51	12				28			+		2		1	2	2	5	1	4	+	10	1	9			7	23	47	14	35	2																	
Calluna																																																							
Vaccinium vitis-idaea	19	+	10	13	16		7	12	3	20	1			1	6	+	1	+	25	1	6	2	11	12	32	20	+	+	6			16	8	2	+																				
Vaccinium myrtillus			30	8	7		54	17	1	3	+								3									+		1			+	4	+																				
Arctostaphylos uva-ursi																																																							
Ericaceae total	42	5	52	22	25	51	66	29	55	35	2	4	29	6	1	1	3	30	1	7	19	4	16	15	37	22	12	1	16			17	1	20	26	47	15	35	11																
Polygata chamaebuxus	+	3																																																					
Varia	20	3	9	6	6	8	7	8	14	13	30	60	27	10	34	39	5	11	14	24	4	15	13	2	+	1	8	14	13	7	16	13	20	22	7	9	8	8																	
„Immergrüne“ total	63	24	61	30	32	67	73	47	70	64	52	78	39	91	54	45	54	49	57	37	61	73	21	80	51	56	44	72	69	84	77	40	79	55	76	87	80	81	77																
Gramineae	23	12	1	21	12	4	2	6	3	11	6	2	+	1	1	+	15	46	8	3	25	14	3	7	14	23	4	2	3	4			37		1	2	5	8	8	2															
Cyperaceae	7	45	+	2	6	10	4	+		5	+		+				+	2		3	3	6	2	6	8					1	+		+		2	2	1	5	+																
Graminoide total	30	57	2	23	18	14	6	7	3	16	7	2	3	1	1	1	16	46	10	3	28	20	3	9	20	30	1	2	3	5	1	37	2	2	7	9	13	3																	
Unbestimmbar	6	17	36	46	49	17	20	46	26	20	41	21	57	7	46	55	28	5	34	61	5	78	12	15	15	56	27	27	11	23	23	21	44	20	7	10	7	30																	
Leguminosen																																																							
Kraut total	6	17	36	46	49	17	20	46	26	20	41	21	57	7	46	55	28	5	34	61	6	78	12	15	15	56	27	27	11	23	23	21	44	20	7	10	7	30																	
Farn		+				1							2						+		1																																		
Moos	1					2	1				+										2	2		2									+	1		+																			
Ausgezählt total	288	546	267	264	273	485	225	232	223	218	207	231	163	273	188	197	202	184	212	215	165	173	182	243	397	171	217	263	148	278	185	252	223	287	215	248	300	236	258																

stellt. Es zeigen sich Unterschiede in der Ernährung dieser Arten (Fig. 1). Eine eingehendere Diskussion kann erst nach weiteren Untersuchungen folgen.

LITERATURVERZEICHNIS

- BURCKHARDT, D. 1959. *Über die biologischen Ursachen der Wildschäden im Wald*. Schw. Zeitschr. f. Forstwesen 9: 598-616.
- DUSI, J. L. 1949. *Methods of determination of food habits by plant micro-techniques and histology and their application to Cottontail Rabbit food habits*. Journal of Wildlife Management 13: 295-298.
- JENSEN, P. V. 1958. *Panseninhalt dänischen Rotwildes*. Zeitschr. f. Jagdwissenschaft 4: 164-167.
- METCALFE, C. R. 1960. *Anatomy of the monocotyledons, I: Gramineae*. Oxford, at the Clarendon Press.
- MUNTHE-KAAS, H. 1959. *Die Winternahrung des Hasen in Norwegen*. Vortrag an der 4. Tagung der Wildbiologen in Arnheim.
- TENER, J. S. 1954. *A preliminary Study of the Musk-oxen of Fosheim Peninsula, Ellesmere Island, NWT*. Wildlife Management Bull. Ser. 1, Nr. 9. Canadian wildlife service.
-

N° 13. **A. Meylan**, Lausanne. — Insectivores et Rongeurs dans la région de Bretolet. (Résumé.)

Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée, Université de Lausanne.

Durant les étés 1959 et 1960, un certain nombre de piégeages ont été effectués dans la région s'étendant du Col de Bretolet (alt. 1923 m) à Barme (alt. 1489 m) au-dessus de Champéry dans les Alpes valaisannes. Les Micromammifères capturés, ainsi que quelques spécimens trouvés morts en 1958, se rattachent aux espèces suivantes.

Insectivores:

Talpa europaea europaea Linné, 1758.

Sorex minutus minutus Linné, 1766.

Sorex araneus tetragonurus Hermann, 1780.

Sorex alpinus alpinus Schinz, 1837.

Neomys fodiens fodiens Pennant, 1771.

Rongeurs:

Eliomys quercinus quercinus Linné, 1766.

Muscardinus avellanarius avellanarius Linné, 1758.

Apodemus flavicollis flavicollis Melchior, 1834.

Clethrionomys glareolus nageri Schinz, 1845.

Pitymys multiplex Fatio, 1905.

Microtus nivalis nivalis Martins, 1842.

Microtus arvalis arvalis Pallas, 1779.

Microtus agrestis leverniedii Crespon, 1844.

Le travail paraîtra dans le *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles*.

N^o 14. **J. Bovet.** — Quelques particularités de l'anatomie de *Diplozoon paradoxum* v. Nordmann 1832.

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel. Directeur: Professeur Jean G. Baer.

Diplozoon paradoxum est un Ver Monogène parasite de divers Cyprinidés. Dans le Lac de Neuchâtel, nous le trouvons sur la Brème (*Abramis brama*) et le Gardon ou Vangeron (nom vernaculaire) (*Leuciscus rutilus*). Il est fixé au tissu branchial et se nourrit aux dépens du sang de son hôte.

Son nom générique de *Diplozoon* (double animal) provient du fait qu'au stade adulte, il se trouve invariablement soudé à un autre individu, à tel point que le couple qui en résulte n'a plus la possibilité de se désunir.

De l'œuf, pondu en pleine eau et fixé sur le fond lacustre par son filament polaire, sort une larve nageante, munie de deux crochets postérieurs. Ceux-ci sont destinés à retenir la larve au mucus branchial, lorsque le Poisson aura aspiré celle-ci. Un second système d'accrochage fixe ultérieurement la larve à la lamelle branchiale par une paire de pinces à pièces sclérifiées. La jeune larve parasite, nommée *Diporpa*, se nourrit de sang et très rapidement acquiert deux formations anatomiques distinctes : un bouton dorsal et une ventouse ventrale. Quatre jours après l'infestation du Poisson, de jeunes couples larvaires peuvent déjà se former, ceci par une double fixation, les boutons dorsaux s'emboîtant dans les ventouses ventrales. Les individus d'un couple sont ainsi accolés l'un à l'autre soit par leurs deux flancs droits, soit par leurs deux flancs gauches. Dès lors, le parasite se présente sous la forme d'une petite croix fixée aux lamelles branchiales. A notre connaissance, il n'a encore jamais été fait mention, dans la littérature scientifique, de cette double potentialité d'accouplement. Les chances paraissent égales en nombre pour l'un et l'autre cas. (Sur 350 couples, nous en trouvons 184 accolés par leurs flancs droits contre 166 par leurs flancs gauches.)

Parmi le foisonnement des multiples formes zoologiques, le genre *Diplozoon* est le seul connu pour s'accoupler, puis se souder, à l'état larvaire. Ce n'est qu'après l'accouplement qu'un ovaire et un testicule apparaîtront dans chaque individu.

L'anatomie du système de reproduction est difficile à saisir en raison de la très faible réfringence propre aux différents canaux. A la coupe microscopique, le caractère spongieux du parenchyme rend la compréhension de l'organisation délicate. D'autre part, la paroi de certains canaux est si mince, que la lumière de ceux-ci demeure le plus souvent virtuelle, lorsque l'activité sexuelle n'est pas intense. Enfin, ces canaux sont parfois masqués (sur le vivant surtout) par la présence de cellules pigmentaires, ornant la paroi des diverticules intestinaux, de même que par les vitellogènes, dans les régions de la fusion des deux individus. Ces quelques considérations expliquent la raison pour laquelle cette anatomie a donné tant de fil à retordre à ceux qui se sont penchés sur ce problème.

VON NORDMANN décrit l'espèce en 1832. Pour lui, les deux individus montés entre lame et lamelle, ne sont pas croisés mais juxtaposés et soudés bord à bord par leurs deux flancs respective-

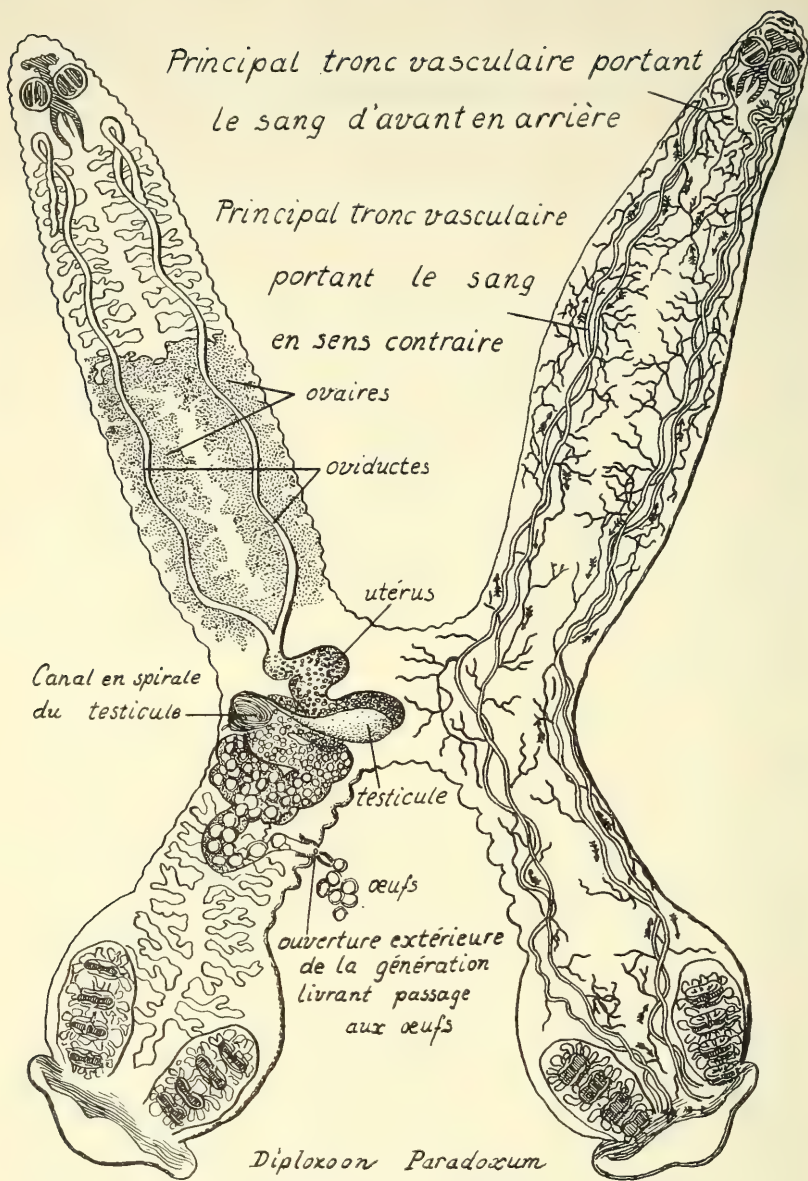


FIG. 1.

Schéma de v. NORDMANN 1832; l'œuf est considéré comme un testicule, le filament de l'œuf comme un pénis, les vitellogènes comme un ovaire et le système excréteur comme un système circulatoire.

ment gauche et droit. L'œuf, volumineux, est considéré comme un testicule se prolongeant par un canal en spirale faisant office d'organe intrometteur (qui n'est autre que le filament polaire de l'œuf); les vitellogènes et vitelloductes sont regardés en tant qu'ovaires

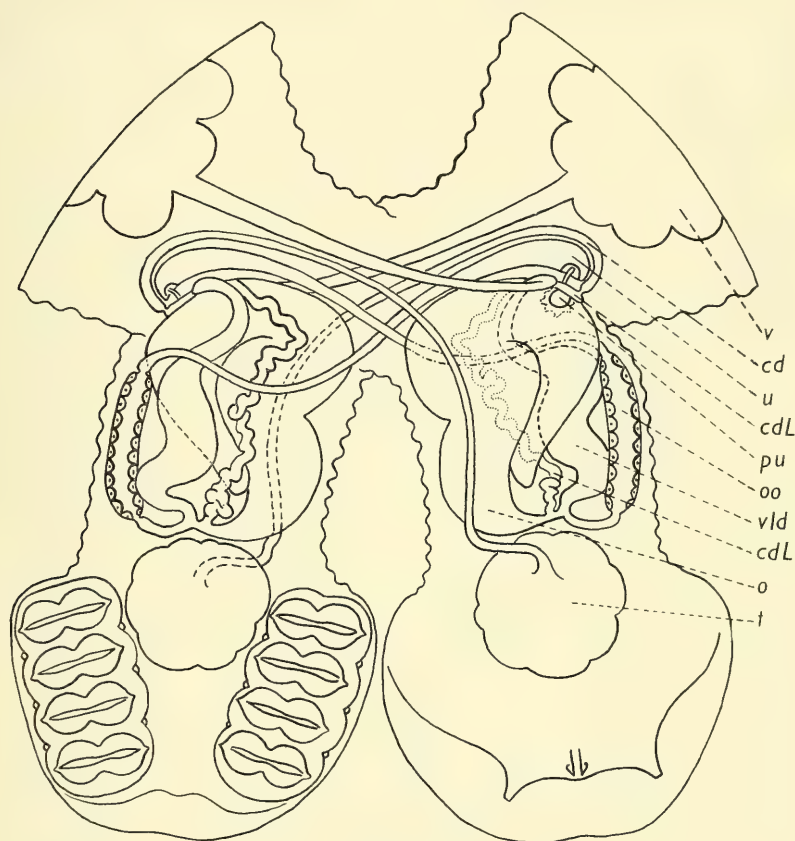


FIG. 2.

Schéma de ZELLER 1878; le canal génito-intestinal est regardé en tant que canal de Laurer fonctionnant comme vagin. *cd*, canal déférent; *cdL*, canal de Laurer; *o*, ovaire; *oo*, ootype; *pu*, pore utérin; *t*, testicule; *u*, utérus; *v*, vagin; *vld*, vitelloducte.

et oviductes, alors que le système excréteur est interprété comme étant un système circulatoire clos: interprétation erronée, bien sûr, mais qui fait preuve, malgré tout, d'un sens d'observation poussé (fig. 1).

En 1878, la question est reprise par ZELLER, qui discerne les gonades mâle et femelle propres à chaque individu. Il décrit l'organisation de l'appareil reproducteur, observé sur le vivant, avec beaucoup de justesse; le canal génito-intestinal est néanmoins regardé en tant que canal de Laurer qui ferait office de vagin. On peut comprendre cette fallacieuse interprétation; chez ce genre, en effet, le canal génito-intestinal contient bien souvent du sperme et doit jouer le rôle de réceptacle séminal (fig. 2). (On sait, en outre, que le canal de Laurer est absent chez les Monogènes.)

Enfin, en 1890, sur une nouvelle espèce japonaise, *D. nipponicum*, GOTO décrit l'organisation de l'appareil reproducteur, relevant une contradiction avec les vues de ZELLER. Le canal déférent d'un partenaire se jette dans le vitelloducte de l'autre, par l'intermédiaire d'un court vagin. En outre, le canal de Laurer du schéma de ZELLER devient un canal génito-intestinal. GOTO est donc le premier à avoir poussé l'investigation jusqu'à donner de l'appareil reproducteur de *Diplozoon* une description correcte. Il faut croire aussi que les interprétations de ZELLER jouissent d'un certain prestige, puisque des quatre auteurs à décrire ultérieurement de nouvelles espèces du genre, aucun ne fait entièrement crédit aux affirmations de GOTO.

Notre méthode pour définir la disposition anatomique de l'appareil reproducteur est la suivante: en vue de gonfler les canaux sexuels par les produits génitaux, nous forçons l'activité sexuelle du Ver, ceci durant une semaine, par élévation de la température (24°-26° C). De gros couples sont ainsi retirés de la corbeille branchiale d'une Brème, qui sont, moins d'un quart d'heure après la mort de l'hôte, violemment projetés dans du Bouin-Hollande à 60° C. Emparaffinage, coupes sagittales à 10 μ , coloration à l'hémalun-éosine, montage au baume. Quarante coupes sont ensuite dessinées par projection; la superposition des dessins nous donne le schéma infirmant les interprétations de V. NORDMANN 1832, ZELLER 1878, REICHENBACH-KLINKE 1951, THOMAS 1957 et STERBA 1957 (fig. 3).

Il n'y a pas de raison, à première vue tout au moins, de penser que les espèces *paradoxum* et *nipponicum* ont en propre la particularité d'un vagin débouchant dans le vitelloducte. Ce caractère semble être l'apanage non seulement des *Discocotylinae* (dont fait partie *Diplozoon*), mais il se rencontrerait également parmi d'autres

espèces au sein des *Polyopisthocotylea*. C'est par leur spécificité parasitaire, plus que par tout autre caractère anatomique que devraient finalement être diversifiées les espèces du genre *Diplozoon*. En effet, les clés actuelles se basent sur des caractères variant avec les états plus ou moins prononcés de contraction musculaire.

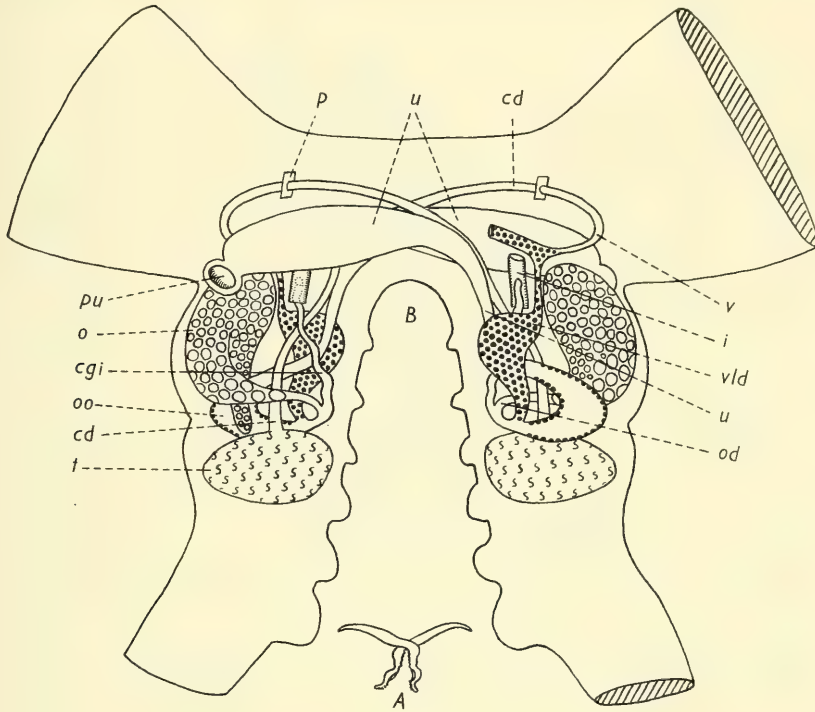


FIG. 3.

Schéma de l'anatomie interne, réalisé par reconstruction à partir de coupes sériées. A, croquis montrant les partenaires soudés par leurs flancs droits, conformément au schéma B. B, schéma de l'anatomie interne; cd, canal déférent; cgi, canal génito-intestinal; o, ovaire; od, oviducte; oo, ootype; p, lame musculaire séparant les individus; pu, pore utérin; t, testicule; u, utérus; v, vagin; vld, vitelloducte.

La notion de la double individualité ontogénique de *Diplozoon* mérite une attention particulière. Les deux partenaires, nous venons de le voir, se fécondent mutuellement comme il arrive chez la grande majorité des hermaphrodites; mais un individu d'un couple, du fait de son vagin « interne » ne peut féconder que son parte-

naire et lui seul. On pourrait qualifier ce type de fécondation de pseudo-cleistogamie, c'est-à-dire une cleistogamie au sein d'un couple hermaphrodite.

Cette ambiguïté dans la notion d'une double individualité s'accroît encore avec la découverte inattendue d'une double anastomose reliant les deux tubes digestifs des partenaires d'un couple.

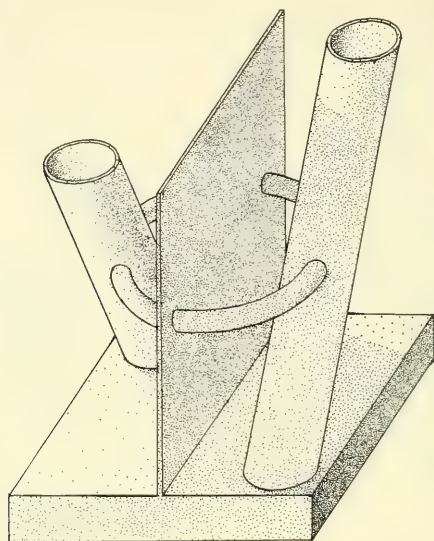


FIG. 4.

Illustration des deux tubes digestifs reliés par deux anastomoses traversant la lame musculaire qui sépare les deux partenaires.

Une telle particularité, ignorée jusqu'ici, ne s'explique pas sur le plan phylogénique, les Monogènes étant connus pour être dépourvus d'anus. Cette disposition, amenant une asymétrie de l'appareil digestif, est induite par la soudure reliant les deux partenaires (on se souvient en effet que ceux-ci ont la faculté de s'accoupler par leurs flancs droits ou gauches).

Une recherche ultérieure sur la formation, chez le très jeune couple, des deux anses reliant les tubes digestifs, apportera peut-être des éclaircissements à ce sujet (fig. 4).

N^o 15. **H. Burla**, Zürich. — Jahreszeitliche Häufigkeitsänderungen bei einigen schweizerischen *Drosophila*-Arten¹. (Mit 5 Tabellen.)

Einleitung und Methode.

Beim Ködern von *Drosophila* in freier Natur wurde von manchen Autoren beobachtet, dass die Zusammensetzung der Arten und Geschlechter verschieden ist je nach Biotop, Jahreszeit, Wetter, Köderzustand und anderen Bedingungen. Obschon solche Fänge keine unanfechtbar repräsentativen Stichproben darstellen [13], wird in der Regel angenommen, dass aus ihnen auf die in der Natur bestehenden Häufigkeitsverhältnisse geschlossen werden darf. In der folgenden Arbeit wird die gleiche Methode der Stichprobengewinnung angewandt, jedoch nach einer Anordnung, die die statistische Auswertung von Fangergebnissen erleichtert. Bei Zürich und Winterthur wurde gleichzeitig an je zwei Fangplätzen gesammelt². Die Fänge erfolgten im Sommer 1960, jeweils an einem Abend und einem Morgen desselben oder zweier aufeinanderfolgender Tage und wurden in zeitlichen Abständen von je einem Monat fünfmal ausgeführt. Diese Anordnung erlaubt, die Einflüsse von Biotop, Jahreszeit und Tageszeit miteinander zu vergleichen. Dagegen kann nicht entschieden werden, ob beim Faktor „Jahreszeit“ das Wetter, der Wechsel in der Vegetation oder andere Einflüsse von Bedeutung sind. Die vier Fangplätze repräsentieren vier verschiedene Biotope, die ebenfalls nicht näher analysiert werden. Doch lässt sich beurteilen, dass bezüglich Biotope die Verschiedenheit zwischen Orten grösser ist als diejenige zwischen den zwei Plätzen je Ort.

Gefangen wurde zwei bis drei Tage nach dem Auslegen des Köders. Der Köder bestand aus zerquetschten Bananen mit Hefe. Die Fänge ergaben in der Regel tausende von Fliegen. Von den Fliegen wurde je Fang und Platz eine Stichprobe von 125 zufalls-

¹ Mit Unterstützung durch die Karl Hescheler-Stiftung.

² Die Fänge wurden in Zusammenarbeit mit Herrn cand. phil. Walter Götz ausgeführt.

mässig herausgegriffenen Individuen zur Bestimmung und Zählung ausgesondert. Die nachfolgenden Zahlen und Berechnungen beziehen sich also auf Häufigkeiten pro 125 Exemplare; eine grössere Häufigkeitsänderung einer Art wirkt sich demnach auf die Häufigkeiten der anderen in der Stichprobe aus. In jedem der fünf Monate ergaben die 4 Fangplätze und 2 Tageszeiten zusammen 8 Fänge mit insgesamt 1 000 ausgewerteten Fliegen¹.

TABELLE I

Oben:

Anzahlen von Individuen in Stichproben von 125, mit Randsummen.

Unten (folgende Seite):

Ergebnisse einer Streuungserlegung nach arcsin-Transformation von Prozentsen, die auf grund der oben angegebenen Individuenzahlen berechnet wurden.

<i>D. subobscura</i>											
	ZH					Wi					ZH + Wi
	1		2		S	1		2		S	
	Mo	Ab	Mo	Ab		Mo	Ab	Mo	Ab		
April	8	19	15	20	62	13	3	9	5	30	92
Mai	35	68	48	87	238	26	41	15	29	111	349
Juni	8	53	36	73	170	31	35	5	32	103	273
Juli	29	69	43	71	212	38	77	13	38	166	378
August	26	86	48	96	256	5	30	4	5	44	300
S	106	295	190	347	938	113	186	46	109	454	1392
<i>D. obscura</i>											
April	98	72	98	86	354	91	97	105	115	408	762
Mai	10	3	10	15	38	4	20	7	11	42	80
Juni	40	28	52	34	154	44	65	72	53	234	388
Juli	26	22	19	28	95	39	23	46	62	170	265
August	33	11	33	14	91	59	39	58	78	234	325
S	207	136	212	177	732	237	244	288	319	1088	1820

ZH — Zürich, Wi — Winterthur, 1,2 Plätze, Mo — Morgen, Ab — Abend.

¹ Herrn Dr. A. Kälin danke ich für Beratung in statistischen Fragen.

Streuungsquelle	FG	F		F-Tabellenwert für p = 5%
		<i>D. subobscura</i>	<i>D. obscura</i>	
Monate	4; 28	8,325	64,762	2,71
Orte	1; 28	29,233	25,231	4,20
Plätze in Orten . .	2; 28	5,155	3,705	3,34
Kolonnen in Plätzen	4; 28	7,349	1,890	2,71

FG=Freiheitsgrade

Häufigkeitsänderungen bei D. subobscura und D. obscura.

Tabelle I zeigt im oberen Teil die Anzahl Fliegen je Art und Fang in Stichproben von 125 Individuen, im unteren Teil das Ergebnis einer Streuungserlegung auf grund der prozentualen Häufigkeiten der zwei Arten nach arcsin-Transformation.

Deutlich variiert die Häufigkeit beider Arten in den verschiedenen Monaten, wobei der auf die jahreszeitliche oder wetterbedingte Variation zurückzuführende Streuungsanteil bei *D. obscura* grösser ist als bei *D. subobscura*. *D. obscura* war im April weitaus häufiger als in den anderen Monaten, *D. subobscura* dagegen ab Mai mit ziemlich gleichmässiger Häufigkeit vertreten. *D. obscura* ist häufiger in Winterthur als in Zürich, *D. subobscura* häufiger in Zürich; die betreffenden Streuungsanteile „zwischen Orten“ sind für beide Arten hoch gesichert. Dies bestätigt frühere Befunde [1,2], wonach *D. obscura* dichten, feuchten und vegetationsreichen Wald vorzieht, *D. subobscura* dagegen lichte Gehölze, ja sogar lockere Baumgärten besiedelt. Innerhalb der Orte erbrachten auch die Plätze verschiedene Erträge. Bei Winterthur war *D. obscura* erwartungsgemäss häufiger im Waldesinnern (Wi 2) als am Rand des Waldkomplexes (Wi 1), während sich *D. subobscura* wiederum erwartungsgemäss umgekehrt verhielt. Ein gesicherter Einfluss der Tageszeit auf die Häufigkeit der Fliegen trat nur bei *D. subobscura* zutage: regelmässig ist diese Art häufiger am Abend als am Morgen. Dass das Aktivitätsmuster im Tagesablauf je nach Art verschieden sein kann, wurde schon bei anderen Beobachtungen festgestellt [8].

Häufigkeitsänderungen bei anderen Drosophila-Arten.

Tabelle II zeigt den Anfall anderer *Drosophila*-Arten in den Stichproben, die in diesem Fall durch Zusammenziehen von Orten,

Plätzen und Tageszeiten je 1000 Individuen umfassten. Als seltene Arten erwiesen sich *D. limbata* und *deflexa* samt den noch spärlicher festgestellten Arten *D. ambigua*, *transversa*, *funnebris*, *hydei*, *repleta* und *histrio*; die anderen auf der Liste angeführten Arten können als häufig bezeichnet werden.

TABELLE II

Anzahlen gefangener Tiere in Stichproben von 1000 Individuen.
In kleineren Zahlen ebenfalls festgestellt wurden *D. ambigua*,
transversa, *funnebris*, *hydei*, *repleta* und *histrio*.

Art	April	Mai	Juni	Juli	August	Total	% ♂
<i>D. helvetica</i>	108	1	24	75	37	245	75,9
<i>D. silvestris</i>	—	1	117	32	33	183	57,9
<i>D. kuntzei</i>	6	147	31	31	40	255	76,9
<i>D. phalerata</i>	—	208	35	107	38	388	73,7
<i>D. limbata</i>	15	1	2	11	1	30	26,7
<i>D. testacea</i>	5	182	69	46	21	323	69,0
<i>D. immigrans</i>	1	23	46	43	179	292	55,5
<i>D. deflexa</i>	—	—	5	6	14	25	48,0

Das Verteilungsmuster über die 5 Monate ist für jede Art verschieden; es ist unimodal oder bimodal, ausgeglichen oder akzentuiert [3, 10, 14] und kann mit bestimmten Reproduktionszyklen, mit Wechsel im Nahrungsangebot oder mit Wetteränderungen im Zusammenhang stehen [4, 11]. In der vorliegenden Arbeit war die Beobachtungsdauer zu kurz, als dass die Befunde für die ökologische Charakterisierung der Arten genügen würden. Dass *D. immigrans* spät im Sommer häufiger auftritt, ist eine schon früher [1] sowie andernorts [6] gemachte Erfahrung. Auffallend und ebenfalls bekannt ist die ähnliche Häufigkeitsverteilung bei den nah verwandten Arten *D. phalerata* und *D. kuntzei* [1]. Die aus der Tabelle II ersichtlichen Häufigkeitsverteilungen sind bei *D. kuntzei* verschieden an den zwei Orten, bei *D. helvetica*, *silvestris*, *phalerata*, *testacea* und *immigrans* an beiden Orten annähernd gleich.

Das Geschlechterverhältnis bei D. subobscura und D. obscura.

In Tabelle III sind die Anteile der Männchen in Prozenten eingetragen. Bei beiden Arten überwiegen in den meisten Fällen

TABELLE III

Prozentuale Anteile der Männchen von D. subobscura (sub) und D. obscura (ob) in den Fängen. Zahlen in Klammern beziehen sich auf eine Gesamtzahl von weniger als 10 Tieren.

			April		Mai		Juni	
			sub	ob	sub	ob	sub	ob
ZH	1	Mo . . .	(62,5)	80,6	8,6	100	(62,5)	80,0
		Ab . . .	63,2	74,4	30,9	(100)	67,9	96,4
	2	Mo . . .	46,7	61,2	22,9	100	86,1	86,5
		Ab . . .	85,0	65,1	36,8	93,3	87,7	94,1
Wi	1	Mo . . .	46,2	56,0	26,9	(50,0)	22,6	79,5
		Ab . . .	(100)	61,9	53,7	85,0	54,3	80,0
	2	Mo . . .	(88,9)	69,5	53,3	(85,7)	(20,0)	87,5
		Ab . . .	(60,0)	79,1	27,6	63,6	81,3	77,4
			66,3	68,9	32,1	90,0	69,2	84,3

Juli		August		Totale für					
				Zeilen		Plätze		Orte	
sub	ob	sub	ob	sub	ob	sub	ob	sub	ob
58,6	73,1	46,2	57,6	39,6	76,8	53,6	79,6	56,1	78,2
68,1	86,4	66,3	90,9	58,6	83,8				
60,5	84,2	58,3	87,9	54,2	75,5	57,9	77,1		
77,5	67,9	41,7	85,7	59,9	78,7				
60,5	30,8	(80,0)	89,8	41,6	64,6	55,2	67,6	58,1	72,1
70,1	65,2	66,7	71,8	63,4	70,5				
100	60,9	(100)	74,1	73,9	74,0	63,9	75,6		
68,4	83,9	(40,0)	70,5	59,6	77,1				
69,1	67,9	55,7	76,6						

ZH = Zürich, Wi = Winterthur, Mo = Morgen, Ab = Abend.

TABELLE IV

Prüfung der Abweichung in der Häufigkeit der Geschlechter vom 1:1-Verhältnis mittels Chi-Quadrat-Test.

Chi-Quadrate für	April		Mai		Juni	
	sub	ob	sub	ob	sub	ob
Kolonnen-Totale . . .	9,783	108,850	44,770	42,050	40,385	182,360
Heterogenität zwischen Fängen	10,619	22,566	21,014	6,406	51,022	5,554
Heterogenität zwischen Plätzen	1,681	19,332	17,747	3,782	37,817	2,046
Heterogenität zwischen Orten	0,002	0,786	4,648	3,580	20,903	1,662

Juli		August		alle Monate zusammen		FG	Chi-Quadrat-Tabellenwert für p = 5 %
sub	ob	sub	ob	sub	ob		
54,858	34,056	3,853	92,090	25,390	425,495	1	3,84
10,690	34,110	18,750	13,610	34,261	17,050	7	14,07
2,057	19,604	8,455	6,695	5,306	13,133	3	7,81
0,080	4,710	3,231	0,003	0,528	4,848	1	3,84

die Männchen, bei *D. obscura* allerdings stärker als bei *D. subobscura*. Besonders die Totale für die Zeilen, Plätze und Orte zeigen den artspezifischen Unterschied deutlich. Diese Verhältnisse kommen auch in den für *D. obscura* meist grösseren Chi-Quadraten der Tabelle IV zum Ausdruck. Ein zahlenmässiges Überwiegen der Männchen liess sich ebenfalls bei den anderen Arten feststellen (Tab. II, letzte Kolonne) und wurde von verschiedenen Autoren beobachtet [5, 7], doch kommen auch natürliche und künstliche Populationen mit Weibchenüberschuss vor [9, 12].

Worauf der am Köder üblichere Männchenüberschuss beruht, ist unbekannt, doch sind verschiedene Gründe denkbar. Zunächst könnten die Fänge ein tatsächlich ungleiches Geschlechterverhältnis [9] bei den natürlichen Populationen widerspiegeln [12]. Weiter ist es möglich, dass die Geschlechter auf die Gärungsdüfte verschieden reagieren. Drittens könnte es sein, dass beim Fang mit dem Streifnetz die Weibchen besser entkommen als die Männchen. Schliesslich ist denkbar, dass die Weibchen die Köder weniger häufig anfliegen als die Männchen, etwa weil sie sich zur Eiablage an die natürlichen Substrate halten. Würde die letzte Erklärung zutreffen, so liesse sich daraus wiederum folgern, dass die Bindung an das natürliche Substrat bei *D. obscura* enger ist als bei *D. subobscura*.

Auch innerhalb der Arten ist das Geschlechterverhältnis Schwankungen unterworfen. Bei *D. subobscura* überwiegen im Mai die Weibchen, in den anderen Monatstotalen bewegt sich aber der Männchenanteil recht konstant um 60%. Ein Heterogenitätstest für alle Monate (2×5 -Tabelle) ergibt ein hoch gesichertes Chi-Quadrat von 149,512 (4 FG), bei Weglassen des Mai ein kleineres, aber immer noch hoch gesichertes Chi-Quadrat von 16,427 (3 FG). Bei *D. obscura* fällt der Männchenanteil nie wesentlich unter 70%; ein gleicher Test ergibt für alle Monate zusammen bei dieser Art ein Chi-Quadrat von 44,260 (4 FG). In welchem Mass auch innerhalb jedes Monats die Geschlechterverhältnisse schwanken, ist aus den betreffenden Heterogenitäts-Chiquadraten der Tabelle IV ersichtlich.

Die Anlage der Fänge erlaubt weiterhin, Geschlechterverhältnisse vom Morgen und Abend miteinander zu vergleichen (Tab. V).

Die gesicherten Heterogenitäten sind recht unregelmässig verteilt; sie erscheinen bei *D. subobscura* etwas häufiger als bei *D. obscura*, im Juni und Juli häufiger als in den anderen Monaten und in Winterthur häufiger als in Zürich. Es wäre verfrüht, hieraus bereits Schlüsse zu ziehen. Am ehesten lässt sich versuchsweise annehmen, dass die Arten in ihrem adäquateren Biotop (Winterthur für *D. obscura*, Zürich für *D. subobscura*) ein ausgeglicheneres Geschlechterverhältnis im Fang erreichen, dies sowohl in bezug auf die Prozentzahlen wie auch auf Homogenität bei wiederholten Fängen.

TABELLE V

Heterogenitätsteste der Geschlechterverhältnisse mittels Chi-Quadrat-Tests auf grund von 2×2 -Tabellen ($FG = 1$).

Komponenten	April		Mai	
	sub	ob	sub	ob
zwischen Orten	0,002	0,917	5,332*	14,396
zwischen Plätzen in ZH	0,214	10,605**	2,112	0,240
zwischen Plätzen in Wi	1,674	11,089**	0,528	0,273
zwischen Tageszeiten in ZH 1 . . .	0,001	0,444	6,436*	0
zwischen Tageszeiten in ZH 2 . . .	5,844*	0,298	2,740	0,226
zwischen Tageszeiten in Wi 1 . . .	2,872	0,656	4,633*	2,476
zwischen Tageszeiten in Wi 2 . . .	1,593	2,669	2,832	1,039
zwischen Tageszeiten in ZH 1 + 2 .	3,179	0,019	8,023**	0,423
zwischen Tageszeiten in Wi 1 + 2 .	0,341	2,938	0,422	0,099
zwischen Tageszeiten in Plätzen 1 — 4	2,866	1,229	6,687**	0,005

Juni		Juli		August		alle Monate zusammen	
sub	ob	sub	ob	sub	ob	sub	ob
23,695	3,135	0,096	5,405	3,272	0,007	0,536	8,962**
9,722	0,282	0,805	0,295	5,240*	5,822	1,722	0,694
10,702	0,444	1,519	15,735	0,012	3,556	3,166	8,638**
0,093	3,871*	0,812	1,276	3,419	4,080*	11,345**	2,484
0,052	1,260	3,587	1,592	3,566	0,041	1,655	0,635
6,921**	0,003	1,061	6,984**	0,353	5,327*	13,567**	1,932
8,226**	2,246	5,368*	7,275**	3,600	0,217	2,858	0,836
0,123	4,717*	3,795	0,042	0,012	2,383	0,158	2,367
18,935**	1,253	0,018	18,385**	2,236	4,017*	0,610	2,770
10,758**	0,007	1,982	12,263**	0,218	1,005	13,815**	4,196*

* = gesichert bei 5 %, ** = bei 1 % Irrtumswahrscheinlichkeit.

Zusammenfassung.

1. Während 5 Monaten wurden gleichzeitig an 4 Plätzen *Drosophila*-Arten geködert und die in Stichproben beobachteten Häufigkeiten statistisch untersucht. Die meisten Berechnungen erstrecken sich nur auf die beiden häufigsten Arten *D. subobscura* und *obscura*.

2. Bei *D. obscura* variieren die Häufigkeiten von Monat zu Monat stärker als bei *D. subobscura*. Die übrigen Arten zeigen ihre eigenen, nicht genauer analysierten Häufigkeitsverteilungen über die Beobachtungsperiode.

3. Bei *D. obscura* und *D. subobscura* wirken sich Biotopunterschiede stark auf die Häufigkeiten aus.

4. Bei allen Arten überwiegen in der Regel die Männchen zahlenmässig über die Weibchen. Bei *D. obscura* und *subobscura* variiert das Geschlechterverhältnis innerhalb der Beobachtungszeit und ist verschieden je nach Biotop, teilweise auch je nach Tageszeit.

LITERATURVERZEICHNIS

1. BURLA, H. 1951. *Systematik, Verbreitung und Oekologie der Drosophila-Arten der Schweiz*. Rev. suisse de Zool. 58: 2.
2. BURLA, H., M. GREUTER. 1959. *Vergleich des Migrationsverhaltens von Drosophila subobscura und Drosophila obscura*. Rev. suisse de Zool. 66: 11.
3. CARPENTIER, J. M., J. F. GIORDANO. 1955. *Populations of the genus Drosophila in the Great Smoky Mountains, Tennessee*. Amer. Midland Naturalist 54: 104-118.
4. FINSINGER, F. X. 1958. *Der Tagesgang der Flugaktivität von Drosophila und seine Abhängigkeit von Klimaelementen*. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 33: 3/4.
5. LEVITAN, M. 1954. *Drosophilidae in New York and New Jersey*. Amer. Midland Naturalist 52: 2, 453-459.
6. MATHER, W. B. 1956. *The Genus Drosophila (Diptera) in Eastern Queensland. II. Seasonal Changes in a Natural Population 1952-1953*. Australian J. Zool. 4: 1, 65-75.
7. MILLER, D. D. 1958. *Geographical Distributions of the American Drosophila affinis Subgroup Species*. Amer. Midland Naturalist 60: 1, 52-70.

8. NOZAWA, K. 1956. *A statistical Study on the Natural Population of Genus Drosophila*. Jap. J. Ecol. 6: 1-6.
 9. PERJE, A. M. 1954. *Genetic and Cytological Studies of Drosophila funebris. Mutations, Salivary Gland Chromosomes and Variation in Sex Ratios in Natural and Laboratory Strains*. Acta Zool. 35.
 10. PIPKIN, S. B. 1952. *Seasonal Fluctuations in Drosophila Populations at Different Altitudes in the Lebanon Mountains*. Ztschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 84: 270-305.
 11. PIPKIN, S. B. 1953. *Fluctuations in Drosophila Populations in a Tropical Area*. Amer. Naturalist 87.
 12. PIPKIN, S. B. *Sex Ratios in Wild Populations of Drosophila*. Rec. Gen. Soc. Amer. 25: 656.
 13. TAYLOR, L. R., H. KALMUS. 1954. *Dawn and Dusk Flight of Drosophila subobscura Collin*. Nature 174: 221.
 14. WAKAHAMA, K. I. 1956. *Notes on the Seasonal Activity of Drosophila observed in the University Botanical Gardens, Sapporo*. Ann. Zool. Jap. 29: 3.
-

N^o 16. **Louis Euzet et Jean-Paul Trilles.** — Sur l'anatomie et la biologie de *Cyclocotyla bellones* (Otto 1821) (*Monogenea-Polyopisthocotylea*). (Avec 6 figures dans le texte.)

Station biologique de Sète (Hérault), France.

Nous avons retrouvé à Sète, sur des Isopodes *Cymothoidae*, parasites dans la cavité buccale de divers poissons de la famille des *Sparidae*, le Monogène *Cyclocotyla bellones* (Otto 1821).

Malgré les travaux de R. Ph. DOLLFUS (1922) et de A. PALOMBI (1943) cette espèce reste assez mal connue. Nous nous proposons de préciser ici certains points d'anatomie et de jeter les bases d'une étude biologique de ce parasite.

Morphologie.

Cyclocotyla bellones mesure de 3 à 8 mm de long et de 1 à 4 mm de large, ces proportions variant d'ailleurs énormément suivant l'état de contraction.

En extension moyenne, on peut diviser le corps en trois parties :

- a) une région antérieure très effilée,
- b) une région moyenne élargie, presque circulaire et où se trouve la plus grande partie de l'appareil génital,
- c) une région postérieure formée par le haptéur ventral.

La partie antérieure est à section circulaire. Sa surface présente de profonds sillons qui simulent une métamérisation. Nous avons observé sur chacun des anneaux ainsi formés, des épaissements cuticulaires en bouton recouverts de minuscules soies raides.

La bouche s'ouvre à l'extrémité apicale. Le pore génital est situé sur la ligne médiane ventrale, à 500 μ environ de cette extrémité.

La région moyenne est aplatie ventralement, légèrement bombée dorsalement. On retrouve à sa surface les épaissements couverts de soies que nous avons observés dans la partie antérieure, mais ils sont ici moins nombreux.

Le haptéur postérieur est ventral par rapport à la partie moyenne; il comprend un disque central d'où partent 8 pédoncules portant chacun une pince. Ces pinces en cupule fonctionnent comme des ventouses et mesurent environ 200 μ de diamètre (Fig. 3).

Les parois sont renforcées par des pièces sclérifiées et nous emploierons pour ces pièces la nomenclature établie par LLEWELLYN en 1941.

La région marginale antérieure de chaque pince présente ainsi deux sclérites (c et c'), bien développés en demi-cercle. A ces deux pièces correspondent dans la région postérieure quatre sclérites, deux proximaux (e et e') et deux distaux (d et d'). Le sclérite e s'articule à l'avant sur une onchosité de c; de même e' s'articule sur c'. L'ensemble de ces six pièces (c, c', e, e', d, d') soutient les lèvres de la pince.

Formant pont entre les sclérites c, c' et d, d', on trouve dans l'axe antéropostérieur de la pince deux pièces a et b.

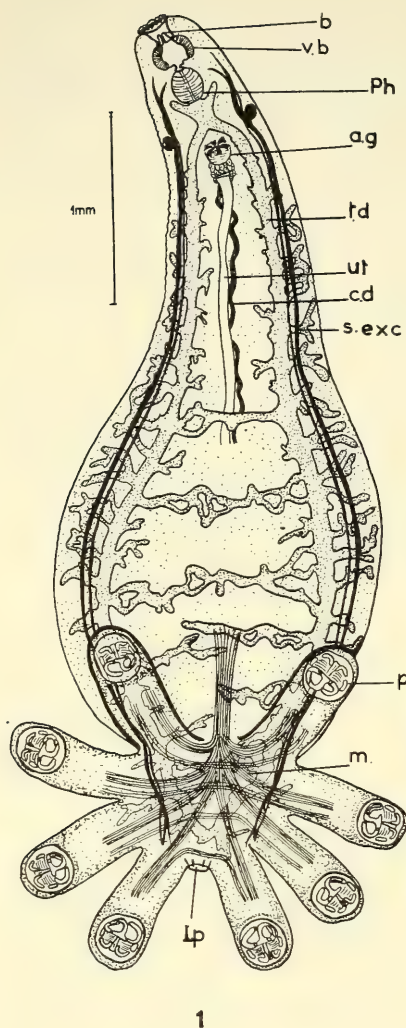


FIG. 1.

Cyclocotyla bellones Otto 1821:
animal, in toto, face ventrale
(Systèmes digestif, excréteur et
musculaire).

ag = atrium génital, b = bouche,
cd = canal déférent, lp = languette pos-
térieure, m = muscles du haptéur, p =
pinces, ph = pharynx, s. exc = système
excréteur, td = tube digestif, ut = utérus,
vb = ventouse buccale.

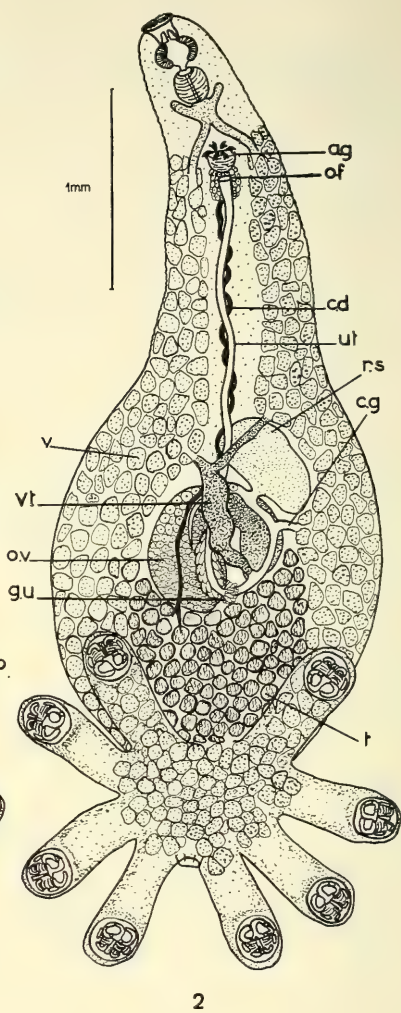


FIG. 2.

Cyclocotyla bellones Otto 1821:
appareil génital vue ventrale.

ag = atrium génital, cd = canal défé-
rent, cg = canal génito-intestinal, gu =
glandes utérines, of = orifice femelle, ov =
ovaire, rs = réceptacle séminal, t = testi-
cules, ut = utérus, v = vitello-gènes, vt =
vitello-ductes.

Le sclérite a, d'abord en lame parallèle à c', atteint la ligne médiane antérieure. Là il se coude et suit l'axe antéro-postérieur jusque dans la partie distale où il s'élargit en T. Les branches du T forment deux ailes latérales inégales. La pointe postérieure des sclérites c et c' vient en contact avec l'extrémité de ces ailes.

Le sclérite b médian postérieur s'articule dans une cavité de a entre les deux barres du T. Il se termine à l'arrière entre les sclérites d et d'.

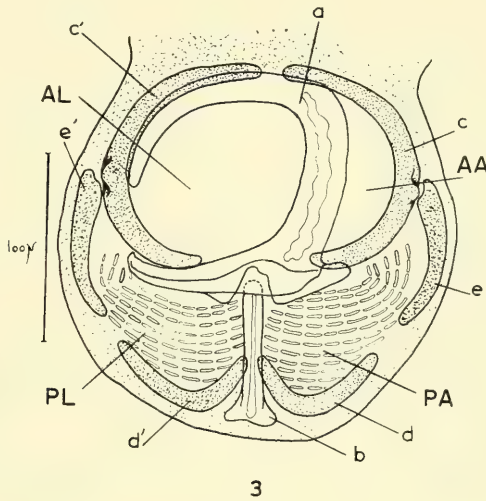


FIG. 3.

Sclérites des pinces (vue dorsale (lettres dans le texte)).

Ces sclérites délimitent sur la pince quatre champs: deux antérieurs AA (antérieur axial) et AL (antérieur marginal) et deux postérieurs PA (postérieur axial) et PL (postérieur marginal).

Les secteurs PA et PL présentent des rangées régulières et parallèles de petits sclérites saillant sur la surface interne. Nous avons compté sept à neuf de ces rangées pour la région PL; dix à treize pour la région PA.

Les parois de la pince présentent en outre des masses musculaires. Au secteur AA et AL correspondent deux muscles M et M' bien développés et massifs tandis que les muscles des secteurs PA et PL sont moins importants.

Dans l'axe longitudinal du corps, entre les pédoncules postérieurs nous avons observé dorsalement une petite languette. Elle est toujours présente et porte deux minuscules baguettes sclérifiées. Cette languette postérieure, visible sur le matériel vivant, est très difficile à distinguer sur les animaux fixés et colorés.

Anatomie.

A la bouche fait suite une grande cavité buccale où s'ouvrent latéralement deux ventouses circulaires de $120\ \mu$ de diamètre et postérieurement un canal étroit conduisant au pharynx musculieux. L'ensemble peut s'évaginer projetant le pharynx en avant.

Ce pharynx en barillet mesure $180\ \mu$ de long et $110\ \mu$ de large. Immédiatement en arrière débute l'intestin. Il forme deux courts caecums antérieurs et deux longues branches postérieures qui parviennent jusque dans le haptéur. Ces branches latérales émettent de courts et nombreux caecums marginaux et quelques caecums axiaux. Ces derniers chez les individus âgés forment des anastomoses transverses dans la région moyenne du corps.

Le système excréteur qui comprend de nombreuses néphridies et des canaux collecteurs est bien visible sur les individus vivants. Les collecteurs marginaux antérieurs et marginaux postérieurs se réunissent de chaque côté en arrière du pharynx. Ils forment alors un court canal qui débouche à l'extérieur par un pore excréteur latéral. Tous ces canaux sont ciliés.

La musculature buccale comprend un grand nombre de muscles longitudinaux et fera l'objet d'une étude ultérieure.

La musculature du haptéur ressemble à celle de *Choricotyle chrysophrii* Van Ben. et Hesse 1863 décrite en 1941 par LLEWELLYN et à celle de *Diclidophora minor* Olsson revue par nous-même en 1960.

Appareil mâle.

Le nombre de follicules testiculaires très variable peut aller de 40 à 90. Ils mesurent entre 100 et $200\ \mu$ de diamètre et sont tous situés en arrière de l'ovaire. En avant, le canal déférent sinueux suit la ligne médiane du corps. Il aboutit dans la région post-pharyngienne à un atrium génital musculieux toujours armé de six épines crochues caractéristiques mesurant $60\ \mu$ de long

environ. Avant son débouché à l'atrium génital, le canal déférent est entouré par un amas glandulaire. Nous avons constaté que les spermatozoïdes deviennent très actifs au niveau de cet amas alors qu'ils sont presque immobiles dans la portion du canal déférent qui le précède (Fig. 2, Fig. 4).

Appareil femelle.

L'ovaire est situé dans la région moyenne. Il débute postérieurement sur le côté gauche du corps par un amas globuleux, forme une anse antérieure sur le côté droit, une anse postérieure, remonte et passe sur le côté gauche au niveau de l'anse antérieure. L'oviducte qui lui fait suite descend ventralement sur le côté gauche. Sur ce trajet, il reçoit d'abord le déversoir du réceptacle séminal, puis le canal génito-intestinal qui, passant sous l'ovaire, aboutit dans la branche gauche du tube digestif, enfin le vitelloducte impair médian. L'oviducte forme alors une anse postérieure entourée par une masse importante de glandes de Mehlis. L'utérus qui lui fait suite est entouré sur une courte distance par une couche de glandes utérines. Au-delà, l'utérus, cilié, rectiligne, aboutit à un orifice médian immédiatement au dessous de l'atrium génital (Fig. 2).

Les glandes vitellogènes latérales sont très importantes. Elles débutent à l'avant au niveau du pore génital et à l'arrière pénètrent dans le haptor où elles forment des ramifications dans chaque pédoncule. Les vitelloductes transverses se réunissent en chevron et forment un vitelloducte impair médian qui sert de réservoir vitellin. C'est ce dernier qui débouche dans l'oviducte. Il ne semble pas y avoir de vagin. Le réceptacle séminal globuleux est très important, bourré de spermatozoïdes chez les individus qui vont pondre. Comment ces spermatozoïdes parviennent-ils à ce réceptacle ?

H. FRANKLAND (1955) à propos de *Diclidophora denticulata* Olsson 1875 a émis l'hypothèse qu'il y aurait pénétration directe de ces spermatozoïdes à travers la paroi du corps. En effet elle a remarqué sur coupes dans la paroi ventrale au dessous du réceptacle un tissu cicatriciel. De notre côté, nous avons observé des spermatozoïdes entre les glandes vitellogènes et les caecums digestifs, dans cette région du corps. Ces spermatozoïdes parviendraient ainsi dans le réceptacle séminal. Nous émettons l'hypothèse que

la pénétration de ces spermatozoïdes est aidée par les épines de l'atrium génital. Ces épines s'implanteraient dans les tissus lors de l'accouplement.

Les œufs mesurent $400\ \mu$ de longueur totale. La partie centrale fusiforme mesure $200\ \mu$ de long et $50\ \mu$ de large. Elle est prolongée à chaque extrémité par un filament polaire étroit de $100\ \mu$ environ de long.

Développement.

L'oncomiracidium de *Cyclocotyla bellones* n'a été vu jusqu'à présent que dans l'œuf par transparence, EUZET (1957), les œufs n'ayant pas éclos, après plusieurs essais.

En décembre 1960 et janvier 1961, nous avons repris ces expériences et par trois fois, nous avons obtenu l'éclosion des œufs.

Les Monogènes adultes dont le réceptacle séminal est rempli de spermatozoïdes sont séparés de leur hôte et placés dans de petites coupelles remplies d'eau de mer. Ils pondent alors des paquets de quatre à six œufs accolés. Ces œufs sont transvasés dans de nouveaux cristallisoirs contenant 200 cm^3 environ d'eau de mer renouvelée quotidiennement. Dans ces conditions les œufs éclosent au bout de treize jours.

Ainsi :

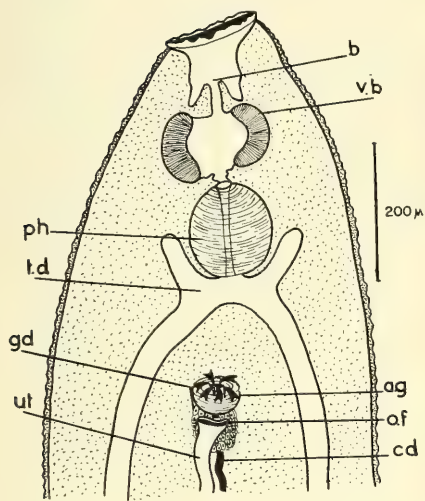
- 1° lot 42 œufs pondus le 13.XI.60 donna les larves le 3.XII.60;
- 2° lot 46 œufs pondus le 22.XII.60 donna les larves le 2.I.61;
- 3° lot 38 œufs pondus le 3.I.61 donna les larves le 16.I.61.

Un des sommets de l'œuf se détache en opercule et la larve ciliée sort par l'orifice ainsi formé. Elle nage quelque temps indifféremment sur le ventre ou sur le dos, montant en spirale jusqu'à la surface puis se laissant lentement retomber.

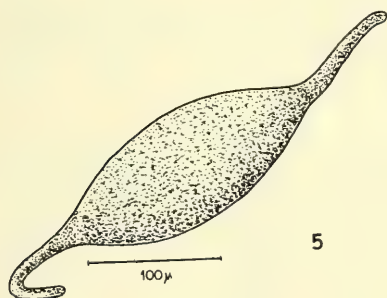
L'oncomiracidium aplati dorsoventralement mesure $250\ \mu$ de long et 80 à $90\ \mu$ de large. Deux légères constriction divisent le corps en trois régions; une région antérieure, une région moyenne avec le tube digestif, une postérieure avec le disque adhésif et le cône terminal. (Fig. 6)

Le bord frontal antérieur porte trois touffes de cils (une médiane, deux latérales) qui se détachent difficilement.

Au niveau de la constriction antérieure on distingue sur la ligne un pharynx musculeux de $25\ \mu$ de diamètre. Le tube digestif sac-



4

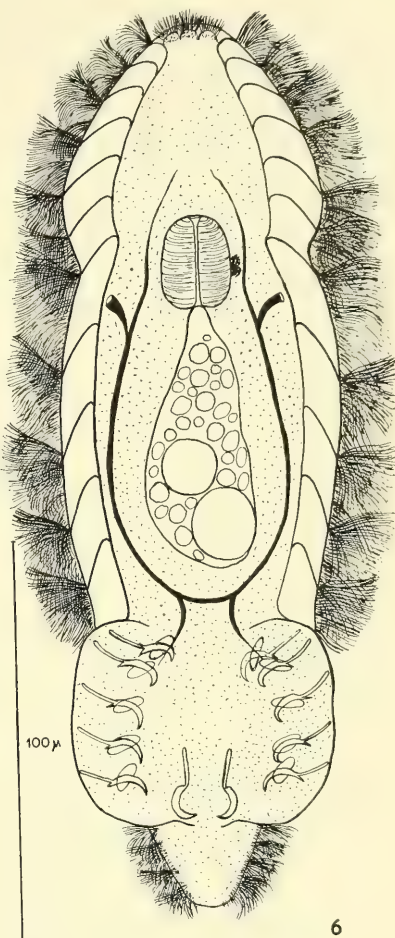


5

FIG. 4.

Cyclocotyla bellones Otto 1821:
détail de la région antérieure.

ag = atrium génital, b = bouche,
cd = canal déférent, gd = glandes,
of = orifice femelle, ph = pharynx,
td = tube digestif, ut = utérus, vb =
ventouse buccale.



6

FIG. 5.

(Euf.

FIG. 6.

Oncomiracidium, face ventrale.

ciforme qui lui fait suite est rempli de vitellus parfois aggloméré en grosses masses réfringentes.

Sur le côté gauche du pharynx, on distingue une tache brun foncé, peut-être le reste des taches oculaires.

Les canaux excréteurs marginaux, un antérieur et un postérieur se réunissent de chaque côté au niveau de la constriction antérieure. Ils forment ainsi un canal unique, dilaté en ampoule et qui débouche à l'extérieur par un pore excréteur sublatéral. En avant du disque adhésif, un canal transverse relie les canaux marginaux postérieurs droit et gauche. Nous n'avons pu observer la disposition de toutes les flammes vibratiles.

Le disque adhésif est armé de douze crochets: huit latéraux et deux postéro-latéraux à conducteur mesurant $15\ \mu$ environ. Les deux postérieurs sans conducteur légèrement différents mesurent de 18 à $20\ \mu$.

La disposition est identique à celle déjà décrite chez l'oncomiracidium de différentes espèces de la famille des *Diclidophoridae* Fuhrmann 1928.

La ciliature est portée par de grosses cellules appliquées sur la cuticule. Une bande latérale court de chaque côté des régions antérieure et moyenne.

Le cône postérieur est entièrement cilié.

Nous avons compté six cellules dans la région antérieure, cinq dans la région moyenne, soit onze cellules bordantes de chaque côté. L'oncomiracidium perd assez facilement ces cellules ciliées.

Cyclocotyla bellones (Otto 1821) a été surtout cité sur *Meinertia oestroïdes* Risso 1826 dans la cavité buccale de *Box boops* L. et sur *Emetha audouinii* Milne-Edwards 1840, dans la bouche de *Spicara alcedo* Risso.

Nous avons retrouvé *Cyclocotyla* sur *Meinertia oestroïdes* Risso parasite de *Box boops* L. et *Smaris chryselis* Cuv. et Val.; sur *Emetha audouinii* Milne-Edwards parasite de *Smaris chryselis* Cuv. et Val.

Mais aussi, nous l'avons recueilli sur *Meinertia parallela* (Otto) et *Meinertia oxyrynchaena* Koelbel 1878, dans la cavité buccale de *Box boops* (L).

Nous avons étudié la répartition et les différentes places que *C. bellones* peut occuper chez ces quatre espèces de parasites.

Il est le plus souvent fixé sur la face dorsale du telson ou sur la partie postéro-dorsale du pléon. Rarement nous l'avons recueilli accroché à la face dorsale ou sur les bords latéraux du péréion.

Exceptionnellement, nous l'avons récolté dans la cavité buccale de *Smaris*; une fois, sur le palais; une fois, sur le bord interne de la lèvre supérieure.

Quelle que soit leur place sur le corps de l'Isopode, ces Monogènes sont accrochés de telle sorte que leur partie buccale est dirigée vers la partie postérieure de l'hôte.

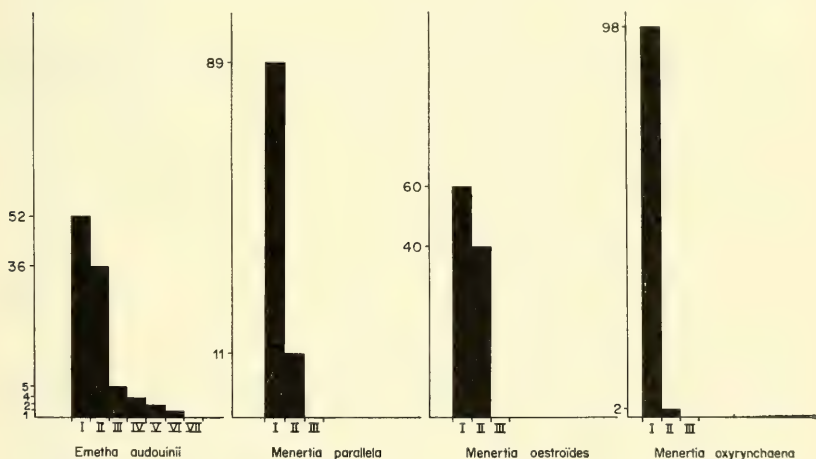
Cyclocotyla se rencontre presque exclusivement chez les femelles des quatre Cymothoïdes. Mais nous en avons recueilli sur des mâles d'*Emetha audouinii*. Le pourcentage des mâles parasités reste faible (7%).

Le pourcentage d'Isopodes parasités est différent pour les quatre espèces de Cymothoïdæ considérés.

Nous résumons ces données dans le tableau suivant, en remarquant toutefois qu'*Emetha audouinii* est abondant. *Meinertia parallela* assez commun, *Meinertia oestroides* rare et *Meinertia oxyrhynchaena* très rare.

	♀	♂
<i>Emetha audouinii</i>	31%	7%
<i>Meinertia parallela</i>	14%	—
<i>Meinertia oestroides</i>	44%	—
<i>Meinertia oxyrhynchaena</i>	20%	—

Nous avons en outre noté le nombre de *Cyclocotyla* par Isopode hôte. Pour chacune des quatre espèces, nous avons pu mettre en évidence les répartitions indiquées dans les graphiques suivants:



Nous avons porté en abscisse le nombre de parasites par hôte, et en ordonnée, le pourcentage numérique d'Isopodes correspondant à chacun des nombres en abscisse.

De ces graphiques, il découle qu'il y a le plus souvent un parasite par hôte, plus rarement deux; seul, chez *Emetha audouinii*, nous avons récolté trois, quatre, cinq et même six Monogènes.

Il ne semble pas y avoir de relations entre la taille du Poisson et la présence du Monogène.

La proportion élevée d'individus présentant un seul *Cyclocotyla* soulève la question de l'autofécondation. Morphologiquement, elle est possible, la partie antérieure pouvant s'allonger et se replier pour atteindre le niveau du réceptacle séminal. Mais seule l'expérimentation pourra résoudre cette question.

Résumé.

L'espèce *Cyclocotyla bellones* (Otto 1821) (*Monogenea Diclidophoridae*) est redécrite; des précisions sont données sur différents points de sa morphologie et son anatomie. L'œuf et l'oncomiracidium sont décrits. La répartition sur les différents Isopodes *Cymothoïdae* hôtes, est étudiée.

BIBLIOGRAPHIE

- DOLLFUS, R. Ph. 1922. *Cyclobothrium charcoti* n. sp. trématode ectoparasite sur *Meinertia oestroides* (Risso). *Parasites recueillis pendant la croisière océanographique du « Pourquoi-Pas » sous le commandement du Dr J. B. Charcot en 1914* (1^{re} note). Bull. Soc. Zool. France 47: 287-296, 3 fig.
- 1922. *Complément à la description de Cyclobothrium charcoti mihi*. Bull. Soc. Zool. France 47: 348-352, 4 fig.
- FRANKLAND, H. 1955. *The life history and bionomics of Diclidophora denticulata* (Trematoda Monogenea). *Parasitology* 45: 313-351, 21 fig.
- GOTO, S. 1894. *Studies on the ectoparasitic Trematodes of Japan*. J. Coll. Sci. Tokyo 8: 1-273, 27 pl.
- LLEWELLYN, J. 1941. *A description of the anatomy of the monogenetic trematodes Choricotyle chrysophryi* Van Ben. et Hesse. *Parasitology* 33: 397-405, 7 fig.
- 1941. *A revision of the Monogenean family Diclidophoridae* Fuhrmann 1928. *Parasitology* 33: 416-430, 18 fig.
- MONTALENTI, G. 1948. *Note sulla sistematica e la biologia di alcuni cimotoidi del golfo di Napoli*. Arch. Ocean. Limno 5: 27-57, 5 pl.

- PALOMBI, A. 1943. *Notizie elmintologiche. VII. Contributo per una migliore conoscenza di alcune specie italiane della famiglia Diclidophoridae*. Ann. Mus. Zool. Napoli 7 (18): 1-8, 3 fig.
- 1949. *I trematodi d'Italia. Parte I. Trematodi monogenetici*. Arch. Zool. Ital. 34: 203-408, 89 fig.
- SCHIOEDTE et MEINERT, 1881. *Symbolae ad monographiam Cymothoarum Crustaceorum Isopodum familiae IV*. Naturhistorisk Tidsskrift 3 (13): 316-371, pl. IX à XVI.
- SPROSTON, N. G. 1946. *A synopsis of the monogenetic trematodes*. Trans. Zool. Soc. London 25 (4): 184-600, 118 fig.

N^o 17. **H.-A. Guénin** et **B. Stocker**, Lausanne. — Quelques caractéristiques biologiques et cytologiques de deux Diptères du genre *Musidora*: *M. lutea* Panz. et *M. furcata* Fall., l'une bisexuée et l'autre parthénogénétique. (Avec 5 figures dans le texte et 2 microphotographies.)

On sait depuis longtemps que *Musidora* (*Lonchoptera*) *furcata* Fall. doit être un Diptère parthénogénétique par le fait que, à l'exception de quelques mâles apparaissant sporadiquement et très rarement, l'espèce est représentée uniquement par des femelles et que le réceptacle séminal de celles-ci se révèle à l'examen toujours dépourvu de spermatozoïdes (DE MEIJERE, 1906). Cependant les modalités de ce cas de parthénogenèse sont restées encore ignorées, aucun travail n'ayant apporté jusqu'ici des précisions sur la biologie et sur la cytologie des Musidoridés. Aussi avons-nous entrepris récemment une étude comparée de l'espèce parthénogénétique et d'une forme voisine bisexuée: *M. lutea* Panz. Ce sont quelques résultats préliminaires que nous communiquons par cette note.

Les deux espèces en question se trouvent en abondance aux environs de Lausanne, dans les prés humides ou dans des touffes d'herbe bordant les points d'eau. Bien que *M. lutea* semble être localisée plus souvent dans des endroits plus ombragés, il est fré-

quent d'obtenir par un seul coup de filet des individus des deux formes. Nos observations sont donc quelque peu différentes de celles de VANDEL (1938), qui a constaté dans diverses régions de la France que *M. furcata* était moins commune que *M. lutea*, et que celle-ci vivait dans des biotopes variés tandis que celle-là se tenait de préférence au voisinage des saules.

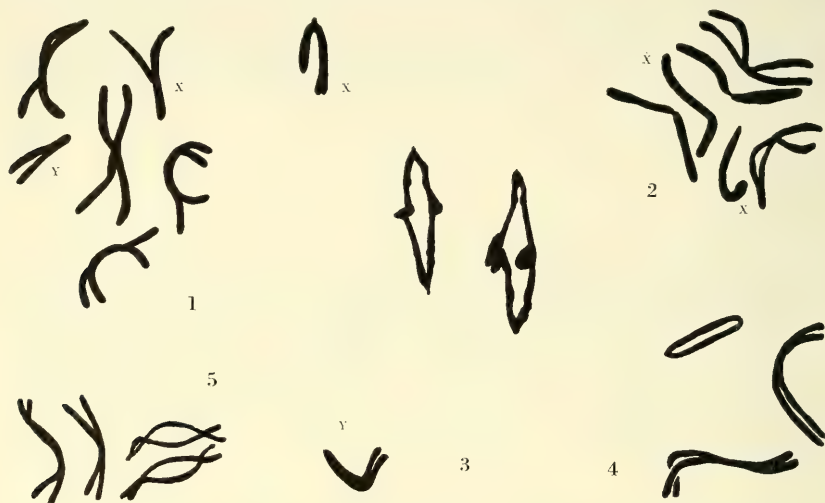
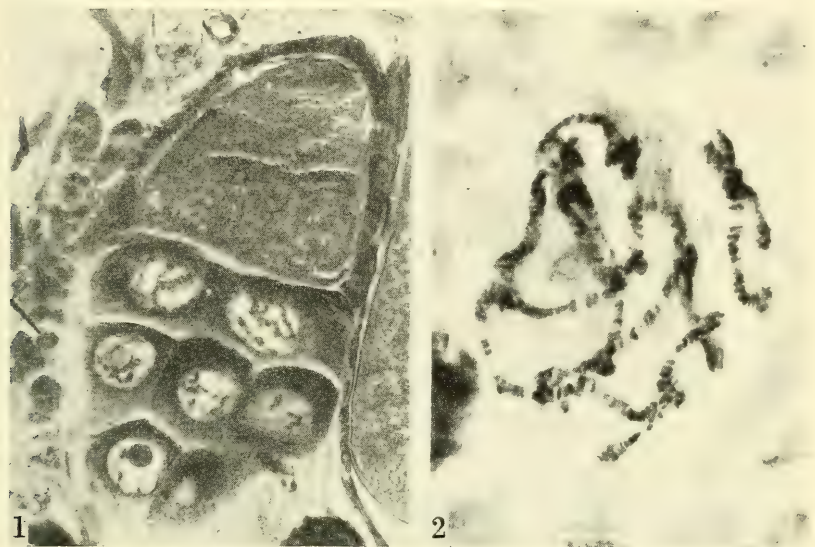


FIG. 1-5.

Musidora lutea Panz. Fig. 1: métaphase de division diploïde mâle. Fig. 2: métaphase de division diploïde femelle. Fig. 3: métaphase en vue de profil de première division réductionnelle mâle. Fig. 4: métaphase en vue polaire de deuxième division réductionnelle mâle. *Musidora furcata* Fall. Fig. 5: métaphase de division diploïde. (« Squashes »; acide acétique, hématoxyline. Gross. lin. 3.000 × environ.)

Les élevages en laboratoire, que nous avons pu réaliser dans des conditions satisfaisantes mais que nous pourrions encore vraisemblablement améliorer, révèlent que la forme bisexuée est plus fertile que la forme parthénogénétique, mais que la durée du développement est pratiquement la même pour les deux espèces. En effet, à la température ordinaire du local, les œufs éclosent 4 à 5 jours après la ponte, le stade larvaire s'étend sur deux semaines environ et l'imago apparaît après une période nymphale de 8 à 9 jours. Des variations apportées au milieu standard que nous avons utilisé peuvent prolonger la vie larvaire, mais n'influencent guère la durée de la nymphose.

Les seules données statistiques que l'on ait sur la proportion des sexes chez *M. lutea* sont celles de VANDEL (1938). L'auteur constate qu'ensuite de ses chasses entomologiques il a récolté 252 ♂♂ pour 310 ♀♀. Ces chiffres pourraient militer en faveur de l'hypothèse d'une faible spanandrie; en réalité, il n'en est rien: dans nos élevages, nous obtenons une *sex-ratio* normale. C'est ainsi par exemple que nous avons relevé dans un cas la présence de



MICROPHOTOG. 1 ET 2.

Musidora furcata Fall. Microphotogr. 1: coupe longitudinale de l'abdomen passant dans la région de l'ovaire (Duboscq-Brazil, hémalun. Gross. env. 200 ×). Microphotogr. 2: «squash» d'une cellule nourricière renfermant des chromosomes polytènes (acide acétique, hématoxyline. Gross. env. 450 ×).

53 ♂♂ et de 59 ♀♀. De même que les anciens auteurs, nous n'avons pas récolté un seul mâle de *M. furcata* au cours de nos excursions entomologiques, bien que nous ayons capturé plus de 500 individus, et les 127 adultes de cette espèce issus en laboratoire étaient tous de sexe femelle.

M. lutea ♂ et ♀ sont caractérisés cytologiquement par un nombre diploïde de six chromosomes (Fig. 1 et 2). Ce nombre se trouve confirmé par l'examen de la maturation du mâle. En effet

les métaphases auxocytaires se composent de deux bivalents autosomiques et de deux hétérochromosomes déjà en précession à ce stade (fig. 3); les plaques équatoriales de la deuxième division réductionnelle sont formées par trois dyades (fig. 4). La comparaison entre les cinèses diploïdes mâles et femelles (fig. 1 et 2) montrent que l'*X* est représenté par le plus grand des deux chromosomes sexuels, dont la position du centromère détermine la présence de deux bras inégaux; l'*Y* est vraisemblablement aussi un submétacentrique. Les divisions diploïdes des cellules ovariennes de *M. furcata* (fig. 5) révèlent que cette espèce possède un nombre diploïde de quatre chromosomes dont deux sont métacentriques et les deux autres acrocentriques. La garniture chromosomique des deux espèces qui nous intéressent diffère non seulement par le nombre des constituants mais également par la morphologie de ces derniers, les autosomes de *M. lutea* ayant tous leur centromère dans la région médiane.

Un fait d'ordre cytologique encore intéressant à relever est celui de la présence, commune aux deux espèces, de chromosomes polytènes dans les noyaux des cellules nourricières au cours du grand accroissement des ovocytes (Microphotogr. 1). Ces chromosomes géants ont, avec leurs bandes et leurs interbandes, l'aspect morphologique des éléments bien connus des glandes salivaires de certains Diptères (Microphotogr. 2). Leur numération n'a pas encore été faite, mais un examen sommaire des préparations révèle qu'ils sont en nombre supérieur à celui du lot diploïde.

S'il existe une parenté étroite entre *M. lutea* et *M. furcata*, mise en évidence par des données morphologiques et biologiques, la connaissance des deux garnitures chromosomiques révèle nettement que les rapports entre la forme parthénogénétique et la forme bisexuée ne sont pas, à l'encontre de l'hypothèse de VANDEL (1938), les mêmes que ceux établis par l'auteur chez les Isopodes du genre *Trichoniscus*.

AUTEURS CITÉS

- DE MEIJERE, J. C. H. 1906. *Die Lonchopteren des palaearktischen Gebietes*. Tijdschrift v. Entomologie 49: 1.
- VANDEL, A. 1938. *La parthénogenèse géographique. III. Sur quelques cas de parthénogenèse géographique observés chez les Diptères*. Travaux de la Station zoologique de Wimereux 13: 691.

N^o 18. **Ernst Hadorn**, Zürich. — Zur Autonomie und Phasenspezifität der Letalität von Bastarden zwischen *Drosophila melanogaster* und *Drosophila simulans*¹. (Mit einer Textabbildung.)

Aus dem Zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.

I. PROBLEMSTELLUNG UND METHODIK

Seit den klassischen Arbeiten von STURTEVANT (1921, 1929) ist bekannt, dass sich aus der Kreuzung der beiden morphologisch und cytologisch sehr ähnlichen Arten *D. melanogaster* und *D. simulans* nur die Hybriden je eines Geschlechtes voll entwickeln. Dabei liefert die Paarung *sim*-Weibchen (W) \times *mel*-Männchen (M) nur männliche Imagines, während aus der reziproken Kreuzung (*mel*-W \times *sim*-M) nur weibliche Tiere zur Metamorphose gelangen. Die Individuen des nicht erfolgreichen Geschlechtes verhalten sich wie Träger mendelnder Letalfaktoren; sie sterben im Verlaufe der Entwicklung. Dabei stellt sich die Frage nach der Phasenspezifität der Letalkrise. Für die letalen männlichen Zygoten aus *mel* \times *sim* liegt die Letalphase an der Larven-Puppengrenze (vergl. STURTEVANT 1921, 1929, KERKIS 1933a, HADORN und NEEL 1938). Die letalen Weibchen aus *sim* \times *mel* sollen ebenfalls als Larven absterben; doch fehlen genügend gesicherte Angaben. In der vorliegenden Arbeit wird auf Grund vollständig erfasster Gelege versucht, die Phasenspezifität der Bastardletalität genauer zu erfassen.

Als zweites Problem stellten wir uns die Aufgabe, zu untersuchen, ob sich durch Ovartransplantation die Entwicklungsleistung der hybriden Zygoten beeinflussen lässt. Dabei vergleichen wir die Bastarde aus direkten Kreuzungen mit Bastarden aus Ovarien, die im Körpermilieu der väterlichen Art aufwachsen konnten. Dieser Autonomietest wurde für beide reziproken Kreuzungen durchgeführt.

¹ Ausgeführt mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Alle Kulturen wurden bei $25 \pm 0,5^\circ \text{C}$ gehalten. Es kamen folgende Laborstämme zum Einsatz: *D. melanogaster*: Wildstamm Sevelen (Schweiz), *D. simulans*: Wildstämme Belluno (Italien) und Austin (Texas)². Die Transplantation der larvalen Ovarien wurde nach der üblichen Technik vorgenommen.

II. DIE PAARUNG: *D. simulans* W \times *D. melanogaster* M.

1. Direkte Paarung.

Es wurden zwei Methoden angewandt: Massenkulturen mit 20 Pärchen und Einzelzuchten mit je 1 *sim*-Weibchen (W) und 3 *mel*-Männchen (M).

a) Aus Massenkulturen wurden total 2046 Eier kontrolliert. Aus ihnen entwickelten sich nur 6 Bastard-M (aus einer Zucht mit Belluno-W). Die übrigen abgelegten Eier erwiesen sich als unbefruchtet.

b) Total wurden 52 Einzelzuchten bis zum Einstellen der Legetätigkeit der *sim*-W kontrolliert; während 2-4 Wochen kamen so einige tausend Eier unter Beobachtung. Von diesen Einzelzuchten lieferte nur eine einzige (Nr. 8) Nachkommen. Über diese Zucht wird anschliessend berichtet.

Somit führt die direkte Paarung nur ausnahmsweise zu Nachkommen. Damit wird eine alte Erfahrung früherer Autoren bestätigt (STURTEVANT 1921, 1922, KERKIS 1933a, BONNIER 1924). Unsere Kontrolle der Eier zeigte, dass bei den erfolglosen Pärchen keine Befruchtung erfolgt, dementsprechend fanden wir in den Receptacula und Spermatheken der Weibchen auch keine Spermien. Offenbar wird nur ausnahmsweise kopuliert. Dabei scheint es nach STURTEVANT (1929) an der Paarungsbereitschaft der *sim*-W zu fehlen.

2. Bastarde aus implantierten Ovarien.

Je ein larvales Ovar von *sim* (Stamm Belluno) wurde in eine weibliche *mel*-Larve des 3. Stadiums implantiert. Als Wirt verwendeten wir dabei den Genotypus *fes cn bw/fes cn bw*. Das Gen

² Die *simulans*-Stämme verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn Prof. A. Buzatti-Traverso, Pavia.

fes (*female-sterile*) führt homozygot zu einer völligen und autonomen Sterilität der Weibchen, deren Ovarien nie reife Eier liefern. Gepaart wurden die mit *sim*-Ovarien versehenen *fes*-W mit je drei *mel*-Wildtyp-M (Sevelen). Da jetzt keine Artbarriere mehr für die Paarung besteht, wurden überall dort Bastardnachkommen erhalten, wo sich das normal entwickelnde *sim*-Ovar an die Ausführungsgänge des *fes*-Wirtes angeheftet hatte. Dies geschah in 5 von 16 erfolgreichen Transplantationen.

Über die Nachkommenschaft dieser Zuchten geben Tab. I und Abb. 1a Auskunft. Von den 5 Implantats-Ovarien (imp 6, 7, 9, 13, 15) wurden je die Gelege von 6—10 Tagen einzeln gesammelt. Damit kamen über 1000 Eier unter Kontrolle. Die embryonale Schlüpftrate (eSr) schwankt regelmässig im Bereich von 40—50%. Da einzelne Eier im Futterbrei verloren gingen, müssen wir hier auf präzisere Angaben verzichten. Alle schlüpfenden Lärvchen des 1. Stadiums (L I) wurden gesammelt und auf genügend Futter aufgezogen.

TABELLE I

*Kontrolle der Nachkommen aus simulans-W × melanogaster-M.
Vergleich der Leistungen aus implantierten Ovarien (imp)
mit einer Direktkreuzung (dir). Uebrige Erklärungen im Text.*

Zucht Nr.	e Sr	L I	tote L	tote P	nicht gef. L	norm. M.	A Z
imp 6	40–50%	134	—	1	9	124	93%
imp 7	40–50%	72	1	—	2	69	96%
imp 9	40–50%	120	—	3	7	110	92%
imp 13	40–50%	98	1	—	7	90	92%
imp 15	40–50%	110	—	3	1	106	96%
Total	40–50%	534	2	7	26	499	94%
dir 8	40–50%	68	—	1	4	63	94%

Von diesen Zygoten entwickeln sich 92—96% zu normalen Bastardmännchen. Dementsprechend fanden wir nur sehr wenige tote Larven (L) und tote Puppen (P). Auch der Anteil nicht gefundener Larven, der auf larvales Absterben vor Erreichen des 3. Stadiums hinweist, ist sehr gering. Die festgestellten Aufwachsahlen (AZ) sind ungewöhnlich hoch. Nach unseren Erfahrungen

(HADORN und CHEN 1952) erreicht z. B. die larvale Sterblichkeit von genetisch normalen *melanogaster*-Genotypen, die unter den gleichen Aufzuchtbedingungen standen wie die Bastard-M der vorliegenden Arbeit, meist bedeutend höhere Werte. Offenbar führt die hybride Konstitution zu sehr vitalen und resistenten Individuen. Diese hohe Vitalität hält auch nach dem Schlüpfen noch an: die Bastard-M erreichten meist ein hohes Alter (3—5 Wochen). Dagegen erwiesen sie sich in Übereinstimmung zu früheren Befunden (vergl. KERKIS 1933a) ausnahmslos als völlig steril: die imaginalen Hoden bleiben klein und liefern niemals Spermien.

Da die larvale und pupale Sterblichkeit der Bastardnachkommen so gering ist, erscheint es äusserst unwahrscheinlich, dass sich unter den rund 6% Ausfällen genetisch weibliche Individuen befinden. Für die weiblich bestimmten Bastardzygoten ergibt sich vielmehr ein einheitliches embryonales Absterben. Mit dieser Annahme steht in Übereinstimmung, dass mindestens 50% der abgelegten Eier keine schlüpfenden Lärven liefern (e Sr). Die embryonale Absterbephase wurde noch nicht genauer ermittelt.

Zusammenfassend stellen wir für die durchgeführte Paarung fest, dass aus der Artkreuzung zwischen *sim*-W \times *mel*-M rund 50% voll vitale, aber sterile männliche Imagines und rund 50% phasenspezifisch embryonal absterbende weibliche Zygoten hervorgehen.

3. Vergleich mit Direktkreuzungen.

Nach den Befunden der Tab. I und der Abb. 1a sind zwischen den Entwicklungsleistungen der Bastardnachkommen aus implantierten Ovarien und den Nachkommen der einen erfolgreichen Direktkreuzung (dir 8) keine gesicherten Unterschiede festzustellen. Dieser Befund, der allerdings durch weitere Direktkreuzungen noch besser zu sichern wäre, spricht für zelluläre Autonomie. So erscheinen die Bastard-M der Direktkreuzungen ebenso vital wie diejenigen aus implantierten Ovarien, und in beiden Versuchsanordnungen stellen die weiblichen Zygoten ihre Entwicklung embryonal ein. Die artspezifischen Unterschiede im stofflichen Milieu, das die heranwachsende Eizelle umgibt und ernährt, konnten somit die Entwicklungsleistungen der Zygoten nicht beeinflussen.

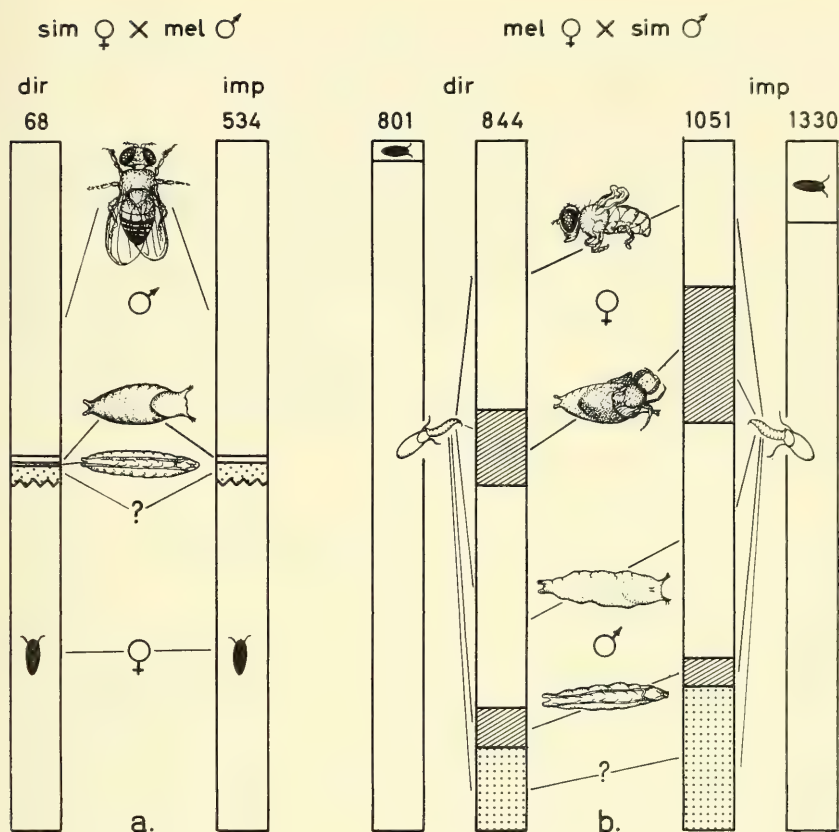


ABB. 1.

Ergebnisse der reziproken Artkreuzungen: Vergleich der Nachkommen (%Anteil) aus Direktkreuzungen (dir) und aus Ovarien, implantiert in die väterliche Species (imp). Über den Säulen die Zahl der kontrollierten Eier oder der Larven des 1. Stadiums.

- a) (links) *sim* × *mel*: Unten = embryonale Letalität der weiblichen Zygoten; Mitte = nicht gefundene Larven (punktiert), gefundene tote Larven und Puppen (Figuren); Oben = vitale Bastardmännchen.
- b) (rechts) *mel* × *sim*: Äussere Säulen = embryonale Schlüpftrate. Unten = schlüpfende Lärchen (Material für innere Säulen); Oben = nicht schlüpfende Eier (unbefruchtet oder absterbend). Innere Säulen = Nachkommen aus Lärchen des 1. Stadiums. Von unten nach oben: nicht gefundene Larven (punktiert); letale männliche Larven (schraffiert); letale männliche Pseudopuppen (leer); nicht oder halbschlüpfende weibliche Imagines (schraffiert); missbildete weibliche Imagines (leer).

III. DIE PAARUNG: *D. melanogaster*-W \times *D. simulans* M.

1. Erfolg der Paarungen.

Alle früheren Untersucher machten die Erfahrung, dass diese Paarung viel leichter gelingt, als die reziproke Kreuzung. So lieferte auch uns eine Massenzucht mit je 20 Pärchen *mel*-W (Sevelen) \times *sim*-M (Belluno) zahlreiche Nachkommen. Dagegen erhielten wir aus einer entsprechenden Zucht mit dem Austin *sim*-Stamm nur unbefruchtete Eier. Für die Einzelzuchten wurden daher Belluno *sim*-M verwendet. Von 18 derartigen Einzelzuchten mit einem *mel*-W und je drei *sim*-M waren 5 erfolgreich (Tab. II b-r); die übrigen Weibchen legten nur unbesamte Eier.

2. Vergleich der Nachkommen aus Direktkreuzung mit Nachkommen aus implantierten Ovarien.

Zur Implantation in *sim*-Wirt verwendeten wir larvale *mel*-Ovarien, die durch die dominanten Faktoren $L = Lobe$ und $Cy = Curly$ markiert waren. Die schlüpfenden Träger von Implantaten wurden mit je drei *sim*-Männchen gepaart. Zur Implantation kamen pro Wirt je zwei L/Cy -Ovarien; damit erhöht sich die Chance, dass mindestens eines von ihnen angeheftet wird. Von 17 Wirts-W, die das Legestadium erreichten, legten 2 keine Eier ab; 6 lieferten nur Eier aus dem wirtseigenen *sim*-Ovar, die sich zu normalen *sim*-Imagines entwickelten; aus den restlichen 9 *sim*-Wirten erhielten wir die gewünschten mit L oder Cy markierten Bastarde. In jedem Fall schlüpften ausserdem aus diesen Zuchten noch reine *sim*-Imagines. Offenbar handelt es sich überall um Weibchen, bei denen ein implantiertes L/Cy *mel*-Ovar neben einem *sim*-Ovar angeheftet war. Da drei dieser Weibchen nur wenige Eier legten und zu früh starben, wurden sie nicht berücksichtigt. Die Gelege der übrigen 6 Implantatsträger (imp e-x) wurden dagegen vollständig erfasst.

Tab. II und Abb. 1b geben Auskunft über die Ergebnisse. Dabei führen wir für beide Versuchsserien die Daten der Frühgelege (I) nach Einzelzuchten getrennt und zusammenfassend für die ganze Serie (total) auf. Dagegen wird über die anschliessenden Spätgelege (II total) nur zusammenfassend berichtet.

TABELLE II

Kontrolle der Nachkommen aus melanogaster-*W* × simulans-*M*.

Z Nr	Tg	gE	e Sr	L I	gef	sim		Bastarde						
						Z	%	W			M			
								ng	g	%	L	Psp	%	GV
dir b	1-7	222	92%	270	90%	—	29	107	50%	11	95	39%	0,78	—
dir c	1-2	72	96%	74	105%	—	6	49	74%	5	18	31%	0,42	—
dir h	1	46	94%	98	91%	—	11	37	49%	3	38	42%	0,86	—
dir u	1-5	219	96%	209	80%	—	21	66	42%	5	75	38%	0,91	—
dir r	1-5	242	98%	193	86%	—	24	66	47%	25	51	39%	0,83	—
dir I total	—	801	97%	844	88%	—	91	325	49%	49	277	39%	0,80	—
dir II total	6-8	196	42%	75	81%	—	7	24	41%	7	23	40%	0,98	—
imp e	1-9	159	81%	123	82%	39	43	14	22%	2	24	21%	0,96	1,34
imp g	1-13	206	92%	173	87%	77	15	22	21%	1	26	21%	1,00	0,93
imp k	1-14	319	94%	281	85%	36	44	64	38%	15	81	34%	0,92	5,54
imp q	1-11	222	81%	182	77%	47	26	26	29%	8	32	22%	0,76	1,96
imp w	1-9	260	78%	171	78%	44	26	23	29%	2	38	23%	0,79	2,00
imp x	1-8	164	88%	121	74%	10	20	14	28%	2	44	38%	1,36	8,25
imp I total kor	—	1330	88%	1051 731	79%	253	144	163	29% 42%	30	245	26% 38%	0,90	2,29
imp II total kor	9-24	858	59%	494 345	86%	128	74	97	35% 49%	43	82	25% 36%	0,71	2,31

Z Nr. Nummer der Einzelzucht; Tg = Legelage; gE = gezählte Eier für Bestimmung der embryonalen Schlupfrate (e Sp); L I = kontrollierte Larven des I. Stadiums; gef = gefundene Larven, Puppen und Imagines in % von L I; sim = normale *simulans* Imagines; Anzahl (Z) und in % von L I; W = weibliche Bastarde nicht oder halbgeschlüpft (ng) und geschlüpft (g); Summe von ng und g in % von L I; M = männliche Bastarde festgestellt als überlebende Larven (L) oder Pseudopuppen (Psp) und ihre Summe in % von L I; GV = Geschlechtsverhältnis der Bastarde M:W; I/W = Verhältnis der Nachkommen aus Implantatsovar und Wildovar; dir b-r = Direktkreuzungen; dir I total = Summe der Frühgelege; dir II total = Summe der Spätgelege; imp e-x = Ergebnisse der Implantatserien; imp I und II total = Summe der Früh- resp. Spätgelege; kor = korrigierte Werte nach Abzug der *sim*-Imagines.

a) *Embryonale Schlüpfrate* (e Sr).

Sie ist für die Frühgelege der Direktzuchten ausserordentlich hoch (97%), sinkt aber in den Spätgelegen stark ab (42%). Für die Implantatsserien ergibt sich im Frülegelege eine tiefere Schlüpf-rate (88%), dagegen hält sich die Fertilität länger auf der Anfangshöhe (bis zum 9.—14. Tag). In den Spätgelegen sinkt hier erwartungsgemäss die Schlüpf-rate auch ab (59%). Wahrscheinlich ist für die Bastardeier der Frühgelege eine höhere Schlüpf-rate charakteristisch als für das Gemisch von Eiern aus Implantatsträgern, die auch reine *sim*-Nachkommen liefern. Die hohen initialen Schlüpf-raten der Bastarde weisen darauf hin, dass keine eigentliche embryonale Letalphase besteht; darin zeigt sich ein typischer Unterschied zur reziproken Kreuzung (Abb. 1a).

b) *Die weiblichen Bastarde.*

Hier wird phasenspezifisches Absterben zur Zeit des Schlüpfens der Imagines festgestellt. Ein Teil der voll metamorphosierten Weibchen ist entweder unfähig, das Puparium zu sprengen oder ganz zu verlassen (ng); häufiger aber gelingt zwar noch das Schlüpfen; doch sind auch diese Imagines stets schwer missbildet. Sie entfalten die Flügel nie, haben verkrüppelte Beine, abnorme Abdomina und sterben kurz nach dem Schlüpfen. Wie STURTEVANT (1929) und KERKIS (1933b) gezeigt haben, ist eine solche subvitale Leistung der Bastard-W aber nur für hohe Zuchttemperaturen (25° C und mehr) charakteristisch; bei tieferen Temperaturen (16—22°) entstehen normale, lebensfähige Weibchen.

Da in unseren Kulturen 41—49% der Lärven des ersten Stadiums sich zu metamorphosierten Weibchen entwickeln und eine zusätzliche embryonale Letalität nicht nachzuweisen ist, erscheint die larvale und pupale Vitalität der Bastard-W nicht schlechter als bei normalen Wildstämmen von *mel* oder *sim*. Der ungünstige Einfluss der hohen Temperaturen manifestiert sich erst bei den schlüpfreifen oder frisch geschlüpften Imagines. Aus den Aufwachs-zahlen dieser Weibchen ergeben sich zudem keine Unterschiede zwischen den Direktkreuzungen und den Nachkommen aus Implantatsovarien (Tab. II). Dagegen ist der Anteil der schlüp-

fenden Fliegen in den Direktzuchten signifikant höher als in den Implantatsserien (vergl. ng mit g in Tab. II und Abb. 1b). Das Heranreifen des *mel*-Eies im *sim*-Wirt scheint damit die ungünstige Temperatursensibilität prädeteminierend zu verstärken.

c) *Die männlichen Bastarde.*

Für sie ist nach allen bisherigen Untersuchungen ein phasenspezifischer Entwicklungsstillstand unmittelbar vor oder nach der Pupariumbildung charakteristisch. Die Larven erreichen das 3. Stadium; die meisten von ihnen puparisieren auch noch und zwar mit einer Verspätung von 3—10 Tagen (HADORN und NEEL 1938). Dabei entstehen lediglich letale Pseudopuppen. Diese Befunde werden durch die vorliegende Untersuchung voll bestätigt.

Aus Tab. II geht hervor, dass 36—40% der Larven des ersten Stadiums, unter denen weibliche und männliche Individuen in gleicher Häufigkeit vertreten sein dürften, die charakteristische Letalphase erreichen. Das Defizit wird darauf beruhen, dass stets einzelne männliche Larven bereits auf frühem Stadium absterben. Sie entgehen dabei unserer Kontrolle. Wesentlich für unsere Fragestellung ist nun der Befund, dass sich die Aufwachszahlen und Puparisierungsraten aus Direktkreuzungen und Implantatsserien nicht signifikant unterscheiden. Penetranz und Expressivität der Letalität werden durch das artspezifische Milieu in dem das *mel*-Ovar heranreift also nicht beeinflusst. Die Bastardletalität verhält sich autonom, insofern sie einzig durch die genetische Konstitution der Ovarzellen bestimmt wird. Unterschiede im Anteil der letalen Larven (L) und Pseudopuppen (Psp) in den verschiedenen Serien sind bedeutungslos, da die Schlusskontrolle der Zuchten nicht überall zur gleichen Zeit vorgenommen wurde. Einzelne Larven hätten bei längerem Zuwarten noch pupariert.

d) *Das Geschlechtsverhältnis der Bastarde.*

Die bessere Aufwachszahl der weiblichen Lärven führt zu einem Männchendefizit. So finden wir zusammengefasste GV-Werte (Tab. II, Männchen: Weibchen) von 0, 71 — 0, 98.

e) *Vergleich der Fekundität aus Implantats- und Wirtsovarien.*

Für unsere Genotypen wurde festgestellt, dass fast durchwegs aus dem implantierten *mel L/Cy*-Ovar mehr Nachkommen hervor-
gehen als aus dem wirtseigenen *sim*-Ovar (I/W-Werte der Tab. II).

Summary

1. Direct crosses between *Drosophila simulans* females and *Drosophila melanogaster* males produce female zygotes all of which stop development phasespecifically during embryogenesis; whereas the male zygotes develop into sterile but highly viable male flies (hybrid heterosis).

2. Larval ovaries of *D. simulans* were transplanted into *female-sterile (fes)* hosts of *D. melanogaster*. The *fes*-carriers of the *simulans* implants were crossed with *melanogaster* males. The hybrid offspring from the implanted ovaries differ in no way from those derived from direct crosses. Thus the embryonic lethality of the female zygotes as well as the high viability of the males both behave autonomously.

3. Direct crosses between *D. melanogaster* females (*L/Cy*-stock) and *D. simulans* males produce (at 25° C) malformed female imagines which die either within the pupal case, during or shortly after eclosion. No embryonic, larval or early pupal lethality was observed. The male hybrids die in a phase specific way either as overripe larvae of the third instar or more often as pseudopupae.

4. Larval ovaries from *L/Cy melanogaster* donors were transplanted into *simulans* hosts and the latter crossed with *simulans* males. The male hybrid offspring of the implanted ovaries differ in no way from those of the direct cross, thus indicating a cell autonomous penetrance and expressivity of lethality. For female hybrids a higher percentage of imagines, capable of hatching, was found in the offspring from direct crosses as compared with those from implanted ovaries. Otherwise no influence on autonomous behaviour was observed.

LITERATUR

- BONNIER, G. 1924. *Contributions to the knowledge of intra- and inter-specific relationships in Drosophila*. Acta zool. Stockh. 5: 1-122.

- HADORN, E. und P. S. CHEN. 1952. *Untersuchungen zur Phasenspezifität der Wirkung von Letalfaktoren bei Drosophila melanogaster*. Arch. Jul. Klaus Stift. Vererbforsch. 27: 147-163.
- und J. NEEL. 1938. *Der hormonale Einfluss der Ringdrüse (Corpus allatum) auf die Pupariumbildung bei Fliegen*. Roux' Archiv 138: 281-304.
- KERKIS, J. J. 1933a. *Development of gonads in hybrids between Drosophila melanogaster and Drosophila simulans*. J. exp. Zool. 66: 477-509.
- 1933b. *Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung der Hybriden von Drosophila melanogaster \times Drosophila simulans*. Roux' Archiv 130:1-10.
- STURTEVANT, A. H. 1921. *Genetic studies on Drosophila simulans*. I. *Introduction. Hybrids with Drosophila melanogaster*. Genetics 5: 488-500.
- 1929. *Contributions to the genetics of Drosophila simulans and Drosophila melanogaster*. I. *The genetics of Drosophila simulans*. Publ. Carneg. Inst. No. 399: 1-62.

N^o 19. **Hans Rudolf Haefelfinger.** — *Hervia costai* (n. nom.), ein wieder entdeckter Opisthobranchier des Mittelmeeres¹. (Mit 6 Textabbildungen und 1 Tabelle.)

Zoologische Anstalt der Universität Basel; Station Zoologique Villefranche-sur-Mer; Laboratoire Arago Banyuls-s-Mer.

Sowohl in Villefranche-sur-Mer (Alpes Maritimes) als auch in Banyuls-sur-Mer (Pyrénées Orientales) fand ich regelmässig beim Tauchen in geringer Tiefe (0—10 m) eine relativ grosse Opisthobranchierart. Die äusserlichen Aspekte stimmten ziemlich genau mit der in der Faune de France (Opisthobranches par A. PRUVOT-FOL, 1954) gegebenen Diagnose von *Caloria maculata* Trinchese 1888 überein. Dieselbe Bestimmung hat schon VAYSSIÈRE (1913) vorgenommen. Durch Zufall fand ich jedoch sowohl in Villefranche

¹ Die Studien an Opisthobranchiern des Mittelmeeres können dank der Unterstützung durch den Schweizerischen Nationalfonds für wissenschaftliche Forschung durchgeführt werden.

als auch in Banyuls die wahre, von TRINCHESE 1888 beschriebene *Caloria maculata* (HAEFELFINGER 1960a), so dass die in dieser Arbeit diskutierte Form neu klassiert werden muss. Eindeutig lässt sich nachweisen, dass die Art, um die es hier geht, von COSTA 1866 unter dem Namen *Eolis peregrina* beschrieben wurde; sein Untersuchungsmaterial stammt aus Neapel. Der Name *Eolis* ist jedoch hinfällig, da die vorliegende Art zur Familie der *Facelinidae* gehört und, wie in der Diskussion noch gezeigt wird, in die Gattung *Hervia* eingereiht werden kann. Andererseits muss infolge der Priorität der Artname *peregrina* für *Hervia peregrina* (GMELIN 1789, *Doris peregrina*) reserviert bleiben, so dass für die vorliegende Art ein neuer Name gesucht werden musste. Zu Ehren des Erstbeschreibers möchte ich sie *costai* nennen.

Originalbeschreibung — COSTA 1866.

„*Lactea, maculis duabus cervicalibus; tentaculi dorsalibus basi apique exepitis, croceis. Branchis fusco rubris ante apicem albidum cyaneis, utrinque in fasciculos 7—8 digestis.*

„Corpo assai snello, di color bianco latteo, talvolta tendente al carnicino: il dorso con due macchie ben circonscritto di color rosso-aranciato sul collo innanzi la radice del tentacoli dorsali. Questi dello stesso colore rosso-aranciato, ad accezione della base e della estremità, che son bianche. Tentacoli labbiali lunghi più che la terza parte del corpo compresa la coda: i dorsali lunghi la metà dei primi, o poco più. Branchie di color rosso fosco, che passa all'indaco verso la estremità, la quale è bianca. Di esseve ne ha sette gruppi principali da cadaun lato, ed altre isolate più in dietro. Quelle del primo gruppo sono da dieci a dodici disposte sopra due serie trasversali e diminuenti in lunghezza da dentro in fuori. Quelli degli altri gruppi sono disposte sopra unica serie trasversale. Il loro numero va gradamente decrescendo dal secondo, nel quale ve n'ha sette o otto, fino al settimo dove n'ha due o tre. Ciascun gruppo di branchie è poggiato sopra un mammellone più o meno sporgente. Lunghezza degl'individui maggiori mill. 30. Ricevuta in aprile ed in maggio: non molto abbondante.“

Osservazione. — Di tutti gli scrittori i quali han parlato di questa specie i più han mostrato non aver osservata la vera Eolide descritta dal CAVOLINI, non avendo espressa la nota più caratte-

ristica delle branchie tricolori. CANTRAINE, RISSO e lo stesso DELLE CHIAJE sono in questo numero. Anche la figura del GUÉRIN non esprime il cennato carattere.

Trotzdem die Diagnose COSTA's nur in wenigen Punkten einer Ergänzung bedarf, möchte ich nochmals die vollständige Artheschreibung geben.

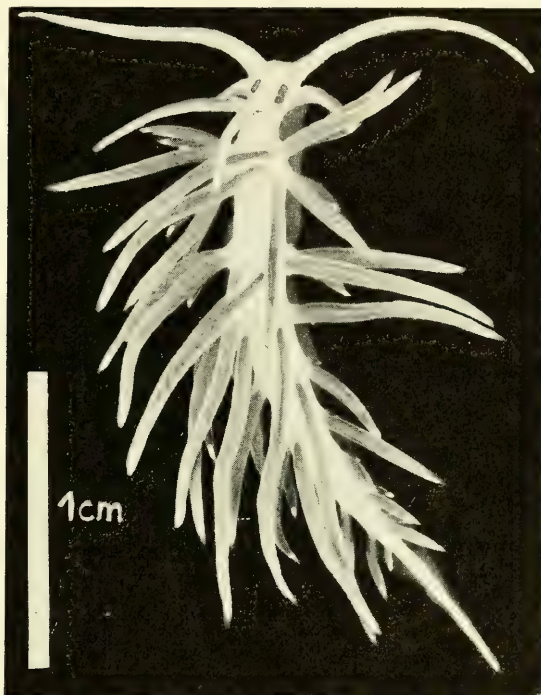


ABB. 1.
Junge *Hervia costai*.

Hervia costai (n. nom.).

Eolis peregrina, COSTA 1866; non *Doris peregrina*, GMELIN 1789; non *Eolis peregrina*, LAMARCK 1835; non *Eolis peregrina*, DELLE CHIAJE 1923; non *Cavolinia peregrina*, GUÉRIN 1831; *Caloria maculata* VAYSSIÈRE 1913; *Caloria maculata*, PRUVOT-FOL 1954.

Körperform. Sehr langgestreckt und schlank, Länge bis 40 mm. Vorderende des schmalen Fusses zu zwei tentakelartigen Gebilden

ausgezogen. Stirntentakel ausserordentlich lang und schlank, Rhinophoren höchstens halb so lang wie die Stirntentakel, zugespitzt, Oberfläche glatt bis leicht runzelig, nie perfoliert oder anneliert (Abb. 1, 2, 6). Papillen dünn und zugespitzt, in 8—10 Gruppen beiderseits der Rückenlinie auf kleinen Kissen sitzend; innerhalb der Gruppen in einer Reihe 1—10 Papillen mehr oder weniger geradlinig angeordnet. Erste Papillengruppe v-förmig bis spitzbogenförmig mit 11—18 Papillen. Grösse der Papillen in dorso-ventraler und caudaler Richtung abnehmend, Länge 1—10 mm (Abb. 1 und Tabelle).

TABELLE

Papillengruppen und Anzahl Einzelpapillen in Abhängigkeit der Länge.

Ex. No.	Länge mm	I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		IX		X	
		l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r
1	22	13	14	7	7	7	7	7	6	6	5	4	5	5	4	3	3	1	2	1	1
2	27	14	7	6	8	6	6	6	8	6	6	5	4	3	4	2	3	2	2	—	—
3	25	16	18	10	8	10	7	9	8	6	7	5	5	4	4	2	1	—	—	—	—
4	16	16	11	9	6	6	6	6	6	5	5	4	5	3	3	3	2	2	1	—	—
5	16	12	12	7	7	6	6	6	6	5	4	4	3	2	2	1	1	—	—	—	—
6	14	14	12	7	7	5	6	6	6	4	5	4	3	3	3	2	2	—	—	—	—
C	30	10—12		7—8		abnehmend								2—3		—	—	—	—	—	—

Exemplare 1—6 aus eigener Sammlung, C = Angaben von Costa.

Radula. Formel 0, 1, 0. Aus 12—21 Zähnen bestehend. Zahn schwach hufeisenförmig mit grossem Hauptdentikel und beiderseits 6—9 oft unregelmässigen Nebendentikeln (Abb. 5 a, b, c).

Kiefer. Kaurand mittelgross mit etwa 40 unregelmässigen Zähnchen (Abb. 5 d, e).

Genitalöffnung. Auf der rechten Körperseite schrägunterhalb der ersten Papillengruppe (Abb. 2). Penis unbewaffnet.

After. Auf der rechten Körperseite hinter der zweiten Papillengruppe, warzenartig hervortretend (Abb. 2).

Färbung. Körper durchscheinend, leicht opak. Vor den Rhinophoren zwei superfizielle orangerote Flecken¹ (Code universel des Couleurs No. 196). Leber in den Papillen rostrot (C.d.C. No. 168). Spitze der Papillen irisierend weiss, in proximaler Richtung übergehend in hellblaue Bereifung (C.d.C. No. 559). Spitze der Rhinophoren ebenfalls orangerot (C.d.C. No. 196). Auf dem Schwanz irisierend weisser Streifen.

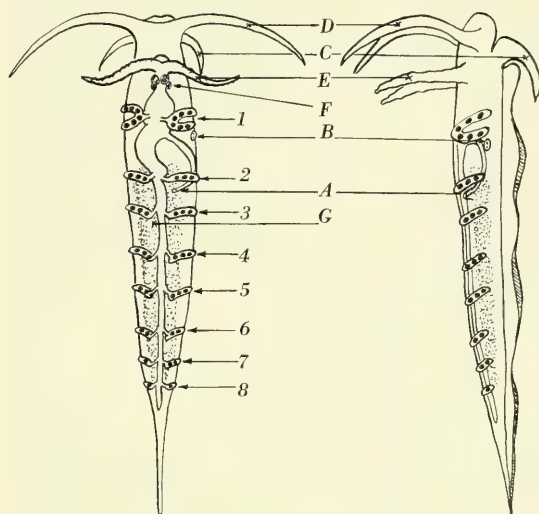


ABB. 2.

Schematisierte Rücken- und rechte Seitenansicht einer *Hervia costai*. Die Papillen sind entfernt, die Zahl der Ansatzstellen der Übersichtlichkeit wegen reduziert. (1-8 = 1.-8. Papillengruppe; A = After; B = Genitalöffnung; C = Labialtentakel; D = Stirntentakel; E = Rhinophoren; F = Gehirn; G = Zwitterdrüse).

Vorkommen. Der überwiegende Teil der beobachteten und gefangenen Exemplare (über 100) stammt aus Wassertiefen oberhalb 10 Meter, nur vereinzelte Tiere wurden unterhalb dieser Linie gesichtet und wahrscheinlich durch Wasserströmungen dorthin verfrachtet. Das eigentliche Lebensgebiet sind die Kolonien des Hydroiden *Eudendrium ramosum*, die überhängende Felswände in der

¹ Diese Flecken gaben Anlass zur Bestimmung als *Caloria maculata*, in Wirklichkeit bezog jedoch TRINCHESE das *maculata* auf die schwarzen Flecken der Rückenpapillen (HAEFELFINGER 1960 a).

Brandungszone oft rasenartig bedecken. *Flabellina affinis*, ebenfalls eine grössere Aeolidierform bewohnt das gleiche Biotop, steigt jedoch im Gegensatz zu *Hervia costai* regelmässig auch in tiefere

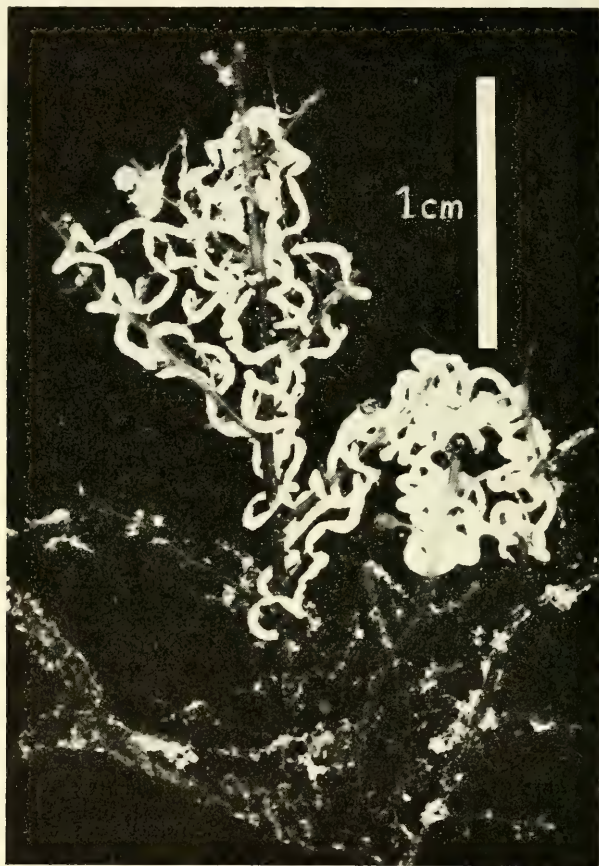


Abb. 3.

Gelege von *Hervia costai* auf *Eudendrium ramosum*.

Regionen ab (Funde in 40 m Tiefe). Fänge konnten zu allen Jahreszeiten gemacht werden, dabei wurden alle Körpergrössen beobachtet.

Sehr deutlich tritt bei Freilandbeobachtungen die Funktion des langen Schwanzes zu Tage. Oft hält sich die Schnecke nur mit

dessen Hilfe auf den Eudendrien-Aestchen fest und sucht durch kreisende Bewegungen des Vorderkörpers nach einem neuen Halt; erst wenn sie gut Fuss gefasst hat, lässt sie den ersten Fixpunkt los. Erstaunlich ist die Qualität der Haftung auch bei sehr starkem Wellenschlag, äusserst selten sah ich Exemplare, welche ihren Halt verloren hatten, frei im Wasser treiben.

Nahrung. *Hervia costai* nährt sich ausschliesslich von *Eudendrium ramosum*. Andere Hydroiden wurden im Aquariumsversuch angeboten, aber nie gefressen.

Fortpflanzung. Kopulationen und Eiablagen konnte ich fast zu jeder Jahreszeit im Aquarium beobachten. Doch auch im Meer fand ich regelmässig kopulierende Tiere und Gelege auf Eudendrienkolonien. Die Kopulation erfolgt nach dem Modus „tête-bêche“, d. h. die beiden kopulationswilligen Tiere legen ihre auf der rechten Körperseite im vorderen Drittel befindliche Genitalregion gegeneinander. Ein eigentliches Kopulationsvorspiel stellte ich bis jetzt nicht fest. Die Vereinigung dauert mehrere Minuten; die genaue Dauer konnte ich hingegen noch nicht ermitteln. Nach dem Akt kriechen die Schnecken auseinander. Die Eiablage folgt mehrere Tage später. Isoliert gehaltene Tiere produzieren bei ausreichender Ernährung nach erfolgter Kopula drei und mehr befruchtete Gelege. Exemplare von mehr als 12 mm Länge scheinen geschlechtsreif zu sein, doch fehlt zur eindeutigen Festlegung noch statistisches Material.

Das Gelege ist ein Band von knapp einem Millimeter Breite und mehreren Zentimetern Länge (10 cm und mehr, Abb. 3). Es sind deutlich drei Teile unterscheidbar. Ein durchsichtiges zartes Gallertband trägt einseitig ein etwas derberes Band, in welchem sich die eigentliche Eischnur befindet (Abb. 4). Die Eier sind spiralig angeordnet. Das Ei selbst ist annähernd kugelig, mit einem Durchmesser von 0,09 mm. Pro Millimeter Gelege zählt man rund 100 Eier, ein mittleres Gelege enthält also rund 10 000 Eier.

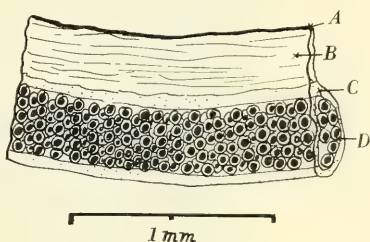


ABB. 4.

Ausschnitt aus einem Laichband.
(B = basales Gallertband mit Haftkante = A; C = Gallertband enthaltend die spiralig aufgerollte Eischnur = D).

Die Entwicklungsdauer bis zum Schlüpfen der Veliger beträgt bei 13° C rund 19 Tage. Eine Aufzucht ist bis heute noch nicht gelungen.

Abwerfen der Rückenpapillen. Verschiedene Aeolidier können ihre Rückenpapillen aktiv abwerfen. *Hervia costai* zeigt diese Eigen-

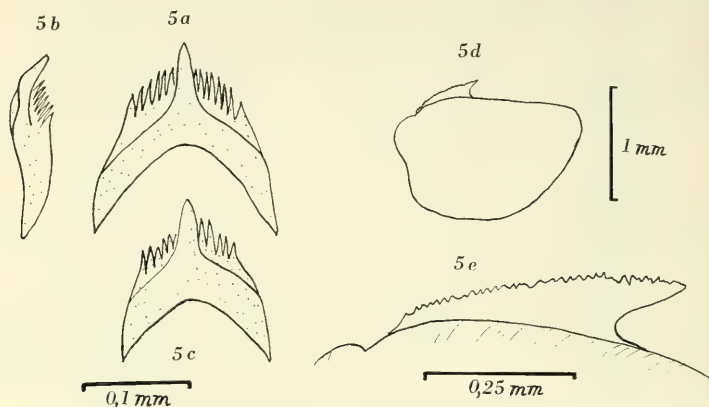


ABB. 5.

Radula und Kiefer.

(a = Aufsicht des ersten Radulazahnes einer Radula von total 21 Zähnen; b = Seitenansicht desselben Zahnes; c = Letzter Radulazahn; d = Kiefer; e = Detailbild des Kaurandes.)

schaft sehr ausgeprägt. Schon beim Fang mit der Pipette lösen sich oft Kolben los, besonders jedoch bei der Haltung im Aquarium. Zwar hält sich *Hervia costai* bei Fütterung mit Eudendrium relativ gut während mehreren Wochen, unsaubere Gefäße und Verunreinigungen im Wasser bewirken aber ein Abwerfen der Kolben, so dass ihre Zahl um die Hälfte bis Dreiviertel reduziert werden kann. Auch ungenügendes Anaesthetisieren vor der Fixierung hat den Abwurf der Papillen zur Folge. Im Freien werden die Papillen regeneriert, im Aquarium erfolgt der Infektionen wegen die Regeneration nur selten.

Diskussion.

Dass es sich bei der vorliegenden Art um *Eolis peregrina* von COSTA handelt, ist nicht zu bezweifeln. Was die Körperform und Färbung anbelangt, ergeben sich keinerlei Differenzen zwischen den mir vorliegenden und beobachteten rund 100 Exemplaren und

COSTA's Beschreibung sowie seiner farbigen Skizze. Dass er vermerkt, die erste Papillengruppe sei zweireihig, lässt sich durchaus begreifen, denn bei verschiedenen untersuchten Exemplaren traten die Schenkel des V oder des Spitzbogens sehr nahe zusammen, und

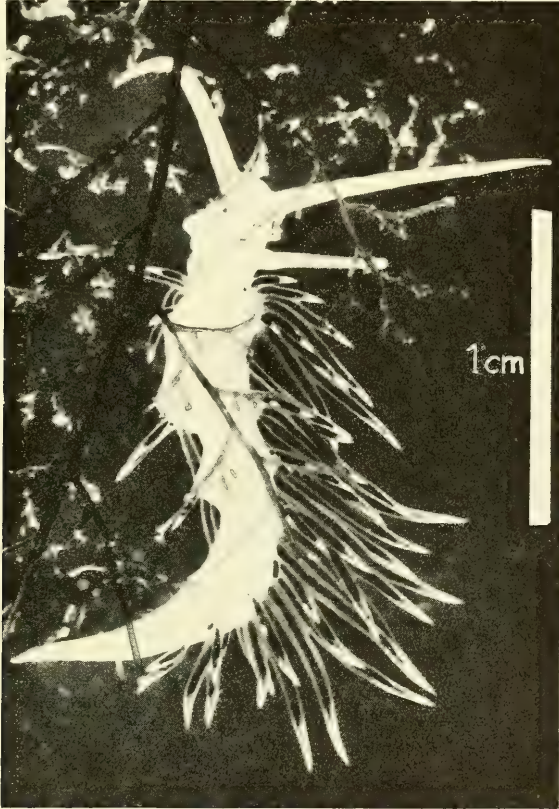


Abb. 6.

Hervia costai auf *Eudendrium ramosum* (Unterwasseraufnahme).

die Verbindung der beiden an der Spitze ist nicht immer sehr deutlich. Die Anzahl der Papillengruppen sowie der einzelnen Papillen ist ziemlich grossen Schwankungen unterworfen, so dass man nicht auf die Zahlen des Typusexemplares abstellen kann. Leider enthält die Originalbeschreibung keine Angaben über Radula, Kiefer und innere Anatomie der Schnecke.

In zweiter Linie galt es jedoch eingehend zu prüfen, ob nicht BERGH's *Facelina veranyana* (1874) ein Synonym von *Hervia costai* sei, dies obwohl BERGH 1880 seine frühere Beschreibung widerrief und seine *Facelina veranyana* mit *Hervia peregrina* (Gmelin) identifizierte. Verschiedene Anzeichen, so die Disposition von After und Geschlechtsporus, sowie die Radulaverhältnisse würden diesen Schluss zulassen. Die Anordnung der Papillen in Doppelreihen und die geringelten Rhinophoren von *Facelina veranyana* lassen dies wiederum bezweifeln. Da BERGH nur konserviertes Material (zwei Exemplare aus der Sammlung VERANY) zur Verfügung stand, sind keinerlei verlässliche Angaben über die Färbung vorhanden. Immerhin dürfte die gelbliche bis schwach grünliche Färbung seines Alkoholmaterials eher den Schluss auf *Hervia peregrina* (Gmelin) zulassen, umso mehr als unser eigenes in Alkohol und Formol konserviertes Material von *Hervia costai* weiss blieb und die Leberanhänge in den Papillen ihre rötliche Farbe behielten. Bei *Hervia costai* konnte ich zudem nie die für *Facelina veranyana* typischen doppelten Papillenreihen oder auch nur ein Alternieren der Papillensatzstellen beobachten. Trotzdem die Differenzen zwischen den beiden Arten recht gering sind, möchte ich *Hervia costai* nicht als Synonym von *Facelina veranyana* betrachten. *Hervia costai* ist als Art durch umfangreiches Material und durch Lebendbeobachtungen eindeutig belegt. Es scheint mir deshalb im Hinblick auf künftige systematische Arbeiten besser zu sein, *Eolis peregrina* Costa 1866 neu zu benennen.

Was die Gattungszugehörigkeit betrifft, so kommen in erster Linie die Gattungen *Caloria* und *Hervia* in Betracht. Als eindeutige Gattungsmerkmale von *Caloria* sind die Anordnung aller Papillen in Querreihen (1—6 pro Papillengruppe), eine noch nicht definierte deutlich abgliederbare Drüse oberhalb des Leberanhanges in den Papillen, sowie die Kiefer mit tiefer Einbuchtung zu betrachten. Keines dieser Kriterien ist bei *Hervia costai* erfüllt. Gattungsmerkmale für *Hervia* sind die Bildung kleiner Kissen, auf welchen die Papillen ansetzen, ferner die spitzbogenförmige Gestaltung der ersten Papillengruppe, sowie die Ein- bis höchstens Zweireihigkeit der übrigen Gruppen. Die diskutierte Form steht also sicher *Hervia peregrina* (Gmelin) näher als *Caloria maculata* Trinchese.

Ganz abgesehen von der verschiedenen Körperfärbung, ist es auch in morphologischer Beziehung gerechtfertigt *Hervia costai* als

selbständige Art und nicht nur als Variation von *Hervia peregrina* zu betrachten. Ein wichtiges Merkmal zur Unterscheidung der beiden Arten scheint mir die Einreihigkeit aller hinteren Papillengruppen mit Ausnahme der ersten zu sein, denn auch bei grossen Exemplaren (Über 20 mm Länge) unserer *Hervia costai* ist nie ein Anzeichen einer solchen Anordnung vorhanden. Alle übrigen Merkmale stimmen mit den Merkmalen der Gattung *Hervia* weitgehend überein.

Im Katalog der Opisthobanchier der Bucht von Villefranche-sur-Mer (HAEFELFINGER 1960b) figuriert *Hervia costai* unter den damals nicht bestimmbaren Formen als Nummer 173 (Aeolidia III). Ein Belegexemplar zur vorliegenden Arbeit ist im Naturhistorischen Museum Basel deponiert (Nummer 6235-a).

LITERATUR

- BERGH, R. 1874. *Beiträge zur Kenntnis der Aeolidiaden*. Verh. k. k. Zool. Bot. Ges., Wien 24: 395-446.
- 1881. *Beiträge zur Kenntnis der japanischen Nudibranchien*. Verh. k. k. Zool. Bot. Ges. Wien, 30: 155-200.
- COSTA, A. 1866. *Saggio sui Molluschi Eolididei del Golfo di Napoli*. Ann. Mus. Zool. Napoli, 3: 59-79.
- HAEFELFINGER, H. R. 1960 a. *Neue und wenig bekannte Opisthobanchier der Gattungen Trapania und Caloria aus der Bucht von Villefranche-s-Mer*. Rev. Suisse Zool., 67: 226-238.
- 1960 b. *Catalogue des Opisthobanches de la Rade de Villefranche-s-Mer*. Rev. Suisse Zool. 67: 323-351.
- PRUVOT-FOL, A. 1954. *Mollusques Opisthobanches*. Faune de France 58.
- SÉGUY, E. 1936. *Code universel des Couleurs*. Lechevalier, Paris.
- Für alle übrigen Arbeiten sei verwiesen auf das Literaturverzeichnis in
- HOFFMANN, H. 1939. *Opisthobranchia*. In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches.
-

Nº 20. **Elisabeth Hauschteck.** — Die Chromosomen von fünf Ameisenarten ¹. (Mit 5 Textabbildungen.)

Zoologisches Museum der Universität Zürich.

An Formiciden sind bisher sehr wenige cytologische Untersuchungen gemacht worden. In fast allen früheren Arbeiten, die sich mit Ameisenhistologie oder -cytologie beschäftigen, ist die Analyse des Chromosomensatzes nur beiläufig vorgenommen worden. So erschien 1892 (HENKING) eine Beschreibung der Embryonalentwicklung von *Lasius niger*, in welcher der Autor 10 kleine kuglige Elemente in der I. und II. Reifeteilung und etwa 20 kurze Stäbchen in der ersten Furchungsteilung erwähnt. LAMS (1908) beschreibt die Spermatogenese von *Camponotus herculeanus*, enthält sich jedoch einer Angabe über die Chromosomenzahl. MAKINO scheint die Zahlen $n = 8$ und $2n = 16$, die in seinem Chromosomenatlas abgedruckt sind, den Zeichnungen LAMS' entnommen zu haben. Ebenfalls 1908 fand SCHLEIP bei *Formica sanguinea* etwa 24 Chromosomen in Vorkernen, während er erwartungsgemäss nach der Vorkernverschmelzung über 30 Chromosomen ($2n > 30$) zählte. Die letzte mir bekannt gewordene cytologische Untersuchung [HOGGEN (1920)] behandelt die Oogenese von *Lasius flavus*. In den Germarien wurden Mitosen mit $2n = 24$ Chromosomen festgestellt. Alle früher untersuchten Arten gehören somit zu den Formicinen.

Beim Vergleichen der bisherigen Befunde fällt die hohe Chromosomenzahl von *Formica sanguinea* auf. Künftige Untersuchungen werden zeigen, ob es sich hier um eine polyploide Form handelt.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit zwei Arten der Formicinen (*Camponotus ligniperda*, *Camponotus vagus*) und drei der Myrmicinen (*Tetramorium caespitum*, *Pheidole pallidula*, *Solenopsis fugax*).

¹ Durchgeführt mit Unterstützung der Karl Hescheler-Stiftung, Herrn Prof. Dr. H. Burla danke ich für die Anregung und Förderung dieser Arbeit. Herr W. Leutert besorgte freundlicherweise das Material und bestimmte die Tiere.



10 μ

1) *Camponotus ligniperda*.
Neuroblastenmitose, $2n = 28$.

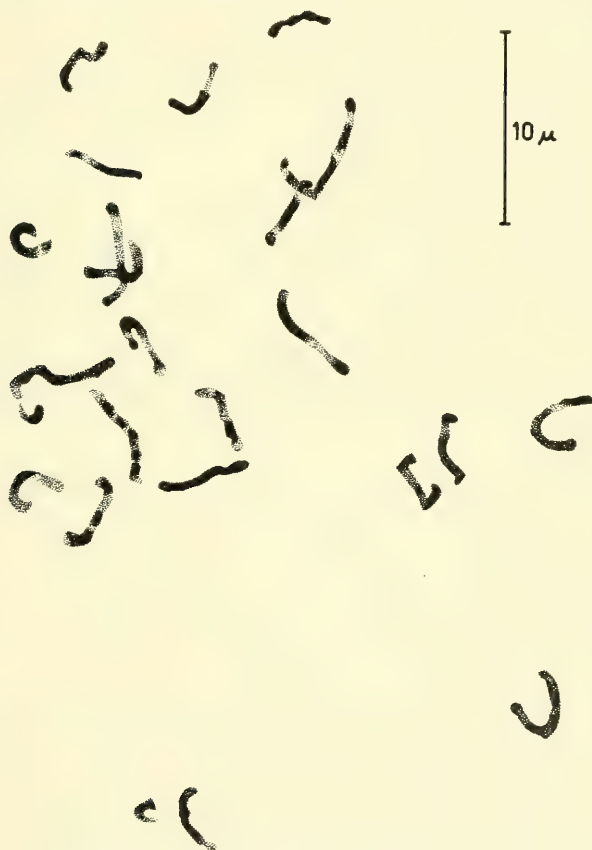


5 μ

2) *Camponotus vagus*.
Spermatogonienmitose, $n = 14$.



3) *Tetramorium caespitum*.
Spermatogonienmitose, $n = 14$.
Der Pfeil bezeichnet 2 übereinander liegende Chromosomen.



10 μ

4) *Pheidole pallidula*. Neuroblastenmitose, $2n = 24$.

Cerebralganglien von Arbeitervorpuppen und Gonaden der Vorpuppen beiderlei Geschlechts wurden in 50% Essigsäure fixiert, gequetscht und nach Gomori [Y. MELANDER, K. G. WINGSTRAND (1953)] gefärbt.



5) *Solenopsis fugax*.
Spermatogonienmitose, $n = 11$.

Für die Untersuchung weiblicher Gonaden von *Camponotus ligniperda* standen nur erwachsene Königinnen zur Verfügung. Bei den diploiden Mitosen des Ovars von *Camponotus ligniperda* handelt es sich daher um Teilungen von Follikelepithel-

kernen im Germarium. Dagegen wurden bei den Weibchen der übrigen Arten Oogonienmitosen analysiert.

Das Gehirn der Ameisen enthält entsprechend den Befunden bei anderen Insekten [z. B.: D. BODENSTEIN (1950)] Neuroblasten verschiedener Grösse. Nur ein Teil der grossen Kerne des Ameisengehirns enthält auch entsprechend grosse Chromosomen, und nur diese wenigen grossen Neuroblasten eines Gehirns eignen sich zu Chromosomenuntersuchungen.

In Tabelle I sind die Ergebnisse der Chromosomenzählungen zusammengestellt. Die Chromosomenzahl $2n = 28$ kommt in beiden untersuchten Unterfamilien vor und im übrigen ist die interspezifische Variabilität der Chromosomenzahlen bei den von mir untersuchten Arten wesentlich geringer als bei den Angaben in der Literatur. Bei drei der Arten konnten Teilungen in beiden Geschlechtern analysiert werden: die Weibchen enthielten abgesehen von Oocyten II, den diploiden, die Männchen den haploiden Chromosomensatz.

In einem weiteren Untersuchungsschritt wurden die Karyotypen der verschiedenen Arten auf die Lage der Centromeren und die Chromosomenlänge geprüft. Da sich jedoch nur geringe Unterschiede zwischen den Arten ergaben, soll vorläufig von einer detaillierten Charakterisierung der Karyotypen Abstand genommen werden bis weiteres Material vorliegt.

Einige Merkmale gelten gleichermassen für die Chromosomensätze aller fünf Arten. Die Centromeren liegen bei allen fünf Arten median bis subterminal. Das grösste Chromosom eines Satzes ist etwa zwei bis drei mal so lang wie das kleinste. Dazwischen bilden alle übrigen Chromosomen eine kontinuierliche Stufenreihe. Nur *Pheidole* bildet hier eine Ausnahme. Bei *Ph. pallidula* findet sich

TABELLE
Frequenzen der Chromosomenzahlen.

	é-Gehirn								Ovar								Hoden								ausge- wertete Zell- teilungen total		
	2 n								2 n								n										
	22	23	24	25	26	27	28		22	23	24	25	26	27	28		12	13	14		8	9	10	11		12	13
Chromosomenzahlen																											
<i>Camponotus ligniperda</i>					1	2	12							1	3	1	4										24
<i>Camponotus vagus</i>											1	1	2	13											10		27
<i>Tetramorium caespitum</i>											1	1	2	9						1	1	3	7	6	6	31	68
<i>Pheidole pallidula</i>	2	3	6																								11
<i>Solenopsis fugax</i>								3													2	151					156

ein kleines Chromosom, das nur etwa ein fünftel der Länge des grössten misst und halb so lang ist wie das nächst grössere.

In den Cerebralganglien von *Camponotus ligniperda* und *Pheidole pallidula* wurden ausser der diploiden Chromosomenzahl Kerne mit weit höheren Zahlen gefunden. Diese grossen Kerne haben z. T. das Aussehen einer späten Prophase, die Chromosomen sind aber stets schlechter ausgebreitet als die diploider Metaphasen des gleichen Ganglions. Leider war daher in keiner dieser Mitosen die Chromosomenzahl sicher zu ermitteln, aber eine Schätzung führte zu Zahlen, die etwa dem tetraploiden Satz entsprechen würden. Da sich in allen untersuchten Gehirnen polyploide Neuroblasten fanden, dürfte die Polyploidie im Ameisengehirn eine normale Erscheinung sein, nicht vergleichbar mit der von STAIGER und GLOOR (1952) beschriebenen „pathologischen“ Polyploidie im *Drosophila*-gehirn.

Die Untersuchungen wurden erst im Spätsommer des vorigen Jahres (1960) begonnen, als Vorpuppen vor allem von Geschlechtstieren im Freien nur noch selten zu finden waren. Es ist geplant, die Untersuchungen auf weitere Arten auszudehnen.

Summary.

The chromosome complements of the following five species of ants were determined by counts made on the gonads of both sexes, and also on the brain cells of the workers of some of the species: *Camponotus ligniperda* $n = 14$, $2n = 28$; *Camponotus vagus* $n = 14$, $2n = 28$; *Tetramorium caespitum* $n = 14$, $2n = 28$; *Pheidole pallidula* $2n = 24$; *Solenopsis fugax* $n = 11$, $2n = 22$.

All females were diploid and all males haploid. The cerebral ganglia of the workers contained not only diploid, but also polyploid cells.

LITERATURVERZEICHNIS

- BODENSTEIN, D. 1950. *The postembryonic development of Drosophila*. In M. DEMEREC: *Biology of Drosophila*, New York. S. 275-367.
- HENKING, H. 1892. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines*. Zeitschr. wiss. Zool. 54: 1-275.

- HOGBEN, L. T. 1920. *Studies on Synopsis. I. Oogenesis in the Hymenoptera*. Proc. Royal Soc. London, 91: 268-294.
- LAMS, H. 1908. *Les Divisions des Spermatocytes chez la Fourmi (Camponotus hercullanus L.)*. Arch. Zellforsch. 1: 528-538.
- MAKINO, S. 1951. *An Atlas of the Chromosome Numbers in Animals*. 2. Auflage.
- MELANDER, Y. and K. G. WINGSTRAND. 1953. *Gomori's Hematoxylin as a Chromosome Stain*. Stain Technology, 28: 217-223.
- SCHLEIP, W. 1908. *Die Richtungskörperbildung im Ei von Formica sanguinea*. Zool. Jahrb., 26: 651-683.
- STAIGER, H. und H. GLOOR. 1952. *Mitosehemmung und Polyploidie durch einen Letalfaktor (LPL = Letalpolyploidie) bei Drosophila hydei*. Chromosoma, 5: 221-245.

N° 21. **R. Matthey** et **A. Meylan**, Lausanne. — Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mamm. Insectivora). Etude de deux portées de 5 et 9 petits. (Avec 5 figures et un tableau dans le texte.)

Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée, Université Lausanne.

La variation du nombre chromosomique de *Sorex araneus* L. a été signalée par la première fois par SHARMAN (1956), puis confirmée l'année suivante par FORD, HAMERTON et SHARMAN (1957). Ces auteurs ont mis en évidence, au sein d'une population de Musaraignes de Grande Bretagne (Berkshire), un polymorphisme chromosomique de type robertsonien touchant trois paires autosomiques. Chacun de ces trois couples, d'une manière indépendante, peut être représenté par 2 **V**, par 1 **V** et 2 **I** ou par 4 **I**, d'où l'existence théorique de $3^3 = 27$ types cytologiques. Pour les ♂♂, porteurs d'un trivalent sexuel de type **X-Y₁ Y₂**, la variation du nombre diploïde pourrait s'étendre de 21 à 27, pour les ♀♀, de 20 à 26; en fait, ont été observés des ♂♂ de 22 à 27 et des ♀♀ de 22 à 25.

Etudiant 11 *Sorex araneus* L. ♂♂ ad. de cinq stations de Suisse romande, l'un d'entre nous (MEYLAN, 1960) a constaté des variations du nombre diploïde uniquement chez les individus provenant

du Col de Bretolet s/Champéry (Alpes valaisannes), les sujets provenant du Jura et du Plateau étant tous caractérisés par 23 chromosomes conformément à la description de BOVEY (1949). Le polymorphisme intraspécifique observé en Suisse ($\sigma\sigma$ de 23 à 31) est

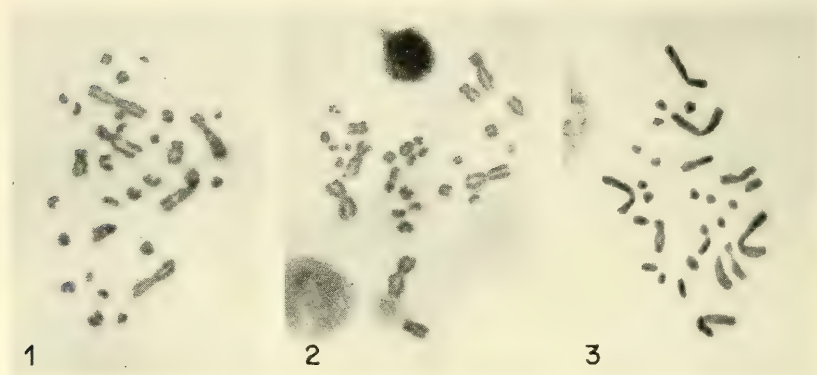


FIG. 1, 2 et 3.

Sorex araneus L.

$\sigma\sigma$. Divisions diploïdes. Hématoxyline de Ehrlich. $\times 1700$.

FIG. 1. Forme à 31 chromosomes (embryon).

FIG. 2. Forme à 30 chromosomes (nouveau-né).

FIG. 3. Forme à 29 chromosomes (nouveau-né).

plus étendu que celui constaté en Grande-Bretagne; deux $\sigma\sigma$ dont la formule chromosomique a pu être établie avec certitude présentant 31 éléments, un autre vraisemblablement 27. La règle de Robertson permet, semble-t-il, de relier les formes à 31 chromosomes au type caractéristique à 23, 16 acrocentriques de l'un étant assimilables aux 16 bras de 8 métacentriques de l'autre.

Durant l'été 1960, une nouvelle série de piégeages a été effectuée dans la région de Bretolet et de nombreux *Sorex araneus L.* ont été capturés, parmi lesquels deux ♀♀ gravides. L'une, fixée immédiatement, portait 6 embryons, l'autre, gardée en élevage, mit bas 9 petits qui furent sacrifiés quelques heures après la naissance.

Des préparations par écrasement ont été réalisées à partir du foie pour les embryons, à partir du même organe et de la rate pour les nouveau-nés, selon la méthode décrite par MATTHEY (1953).

Le nombre diploïde a pu être déterminé avec certitude pour 5 des 6 embryons et pour l'ensemble des nouveau-nés. Ce nombre

a été établi pour chaque individu sur la base de 5 à 12 figures métaphasiques particulièrement claires. Le sexe n'ayant pas été déterminé morphologiquement, c'est l'examen cytologique qui permet de distinguer ♂♂ et ♀♀, les ♂♂ étant facilement reconnaissables

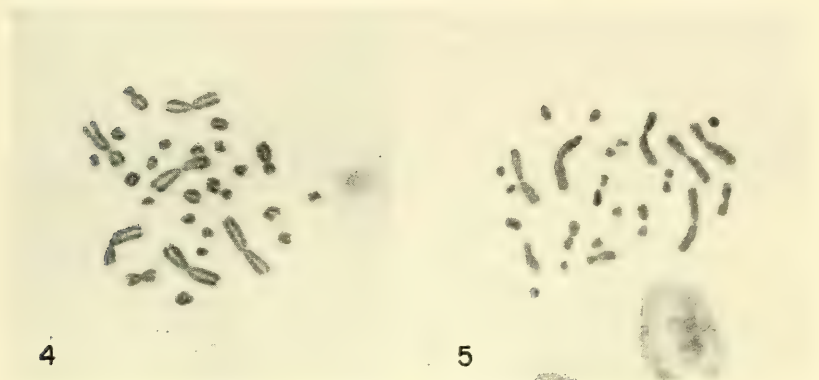


FIG. 4 et 5.

Sorex araneus L.

♀♀. Divisions diploïdes. Hématoxyline de Ehrlich. $\times 1700$.

FIG. 4. Forme à 28 chromosomes (nouveau-né).

FIG. 5. Forme à 29 chromosomes (nouveau-né).

à la présence du chromosome sexuel Y_2 , élément fortement acrocentrique de grande taille.

Des variations chromosomiques tout à fait identiques ont été relevées dans les deux portées et les résultats se trouvent consignés dans le tableau ci-joint.


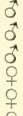
Les ♂♂ sont caractérisés par des nombres diploïdes ($2N$ du tableau) de 31, 30 ou 29 chromosomes (fig. 1, 2 et 3), les ♀♀ de 29 ou 28 (fig. 4 et 5). Les éléments méta- ou submétacentriques étant tous de taille grande ou moyenne, à l'exception d'une paire de petits métacentriques, sont nettement distincts des autres éléments tous acrocentriques et ils ont été dénombrés dans chaque figure diploïde (colonne M ou SM du tableau).

Afin de préciser les rapports existant entre les différents types cytologiques, la meilleure cinèse représentative de chaque individu a été photographiée, puis agrandie environ 10.000 fois pour permettre la mensuration des chromosomes. Les autosomes étant seuls

touchés par le polymorphisme chromosomique, il est relativement aisé de séparer du lot diploïde les hétérochromosomes. L' X , grand élément presque symétrique et l' Y_2 , grand acrocentrique, peuvent être isolés sans erreur. L' Y_1 , facile à reconnaître chez les individus

TABLELE
Sorex araneus L.

Tableau résumant la variation chromosomique au sein de deux portées.

Portée	Sexe	2 N	M ou SM	2 N _a	Ma ou SM _a
I		31	9	28	8
		29	11	27	9
		29	11	27	9
		29	11	26	10
		28	12	26	10
II		31	9	28	8
		30	10	27	9
		30	10	27	9
		29	11	27	9
		29	11	27	9
		29	11	27	9
		28	12	26	10
		28	12	26	10
		28	12	26	10

I = Embryons. II = Nouveau-nés. 2 N = Nombre diploïde. M ou SM = Nombre total des méta- ou submetacentriques. 2 N_a = Nombre autosomique. Ma ou SM_a = Nombre total des méta- ou submetacentriques autosomiques.

à 23 chromosomes, est par contre difficile à identifier chez les formes à nombre diploïdes supérieurs. En admettant que les longueurs relatives de l' X , de l' Y_2 et de l' Y_1 sont partout les mêmes et en se fondant sur cette hypothèse, il est possible de désigner avec un minimum d'arbitraire un chromosome comme Y_1 . Abstraction faite des chromosomes sexuels, l' X en V et les deux acrocentriques Y_1 et Y_2 du ♂, les deux X en V de la ♀, les nombres autosomiques (2 N- du tableau) de tous les individus sont donc de 28, 27 ou 26 avec, respectivement, 8, 9 et 10 méta- ou submetacentriques (M^a ou SM^a du tableau). L'appariement de ces derniers éléments s'est avéré facilement réalisable lorsqu'ils sont en nombre pair, par contre, les acrocentriques restant ne peuvent faire l'objet que d'une sériation basée sur la taille décroissante. Les méta- ou submetacentriques autosomiques sont représentés dans toutes les

formes par 4 paires d'éléments, seuls à exister chez les individus à 28 autosomes, mais auxquels s'ajoutent 1 (dans le cas de 27 autosomes) ou 2 V supplémentaires (dans le cas de 26 autosomes). La première paire est constituée des plus grands métacentriques, la deuxième, de grands submétacentriques dont l'un des bras est approximativement le double de l'autre, la troisième, de chromosomes de même type mais de taille moyenne, la quatrième, de petits métacentriques. Chez les formes à 27 autosomes existe encore un unique métacentrique moyen; chez celles à 26 est présente une paire de ces éléments. Mais à l'apparition d'un chromosome métacentrique correspond la disparition de deux acrocentriques.

Les trois types cytologiques présents dans ces deux portées peuvent être reliés par des processus robertsoniens conduisant à la formation d'une seule paire de chromosomes métacentriques. Comme le groupement par paires des chromosomes acrocentriques qui sont tous de taille très voisine ne peut être envisagé, il est exclu de savoir quels sont les éléments impliqués dans les fusions ou les fissions centriques.

L'étude de ces deux portées de *Sorex araneus* L. de la région de Bretolet permet de constater une variation limitée, puisque ne touchant qu'une seule paire de chromosomes. Il serait intéressant, et c'est là notre intention, d'examiner en partant de la plaine, habitat des *Sorex* à 23 chromosomes (♂), jusqu'au Col de Bretolet, où le nombre minimum observé est de 27 (♂), la constitution chromosomique des populations intermédiaires.

AUTEURS CITÉS

- BOVEY, R. 1949. *Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores*. Rev. suisse Zool. 56: 341-460.
- FORD, C. E., J. L. HAMERTON and G. B. SHARMAN. 1957. *Chromosome polymorphism in the common shrew*. Nat. 180: 392-393.
- MATTHEY, R. 1953. *Les chromosomes des Muridae*. Rev. suisse Zool. 60: 225-283.
- MEYLAN, A. 1960. *Contribution à l'étude du polymorphisme chromosomique chez Sorex araneus (Mamm. Insectivora.) (Note préliminaire)*. Rev. suisse Zool. 67: 258-261.
- SHARMAN, G. B. 1956. *Chromosomes of the common shrew*. Nat. 177: 941-942.
-

N^o 22. **H. Mislin.** — Zur Funktionsanalyse der Lymphgefäßmotorik (*Cavia porcellus* L.)
(Mit 5 Textabbildungen.)

Zoologisches Institut der Universität Mainz.

Spontan-rhythmische Kontraktionen an mesenterialen Lymphgefäßen von Säugetieren wurden zuerst von HEWSON 1774 bei Hunden und Pferden beobachtet. Die erste ausführliche Beschreibung der aktiven Kontraktionen von Chylusgefäßen gab HELLER 1869 für die Ratte und das Meerschweinchen. Inzwischen ist die Lymphgefäßrhythmik von anderen Autoren auch für die Maus, für Eichhörnchen, Katze und Schwein bestätigt worden (Literatur bei R. O. SMITH 1949 und E. HORSTMANN 1959). Bei experimentellen Untersuchungen der peripheren Lymphgefäße von Maus, Ratte und Meerschweinchen konnte SMITH (1949) zeigen, dass deren intermittierende Kontraktilität in der Frequenz direkt proportional der Bildungsfrequenz für die Lymphe ist. Mit lokalen Kompressionen an efferenten und afferenten Lymphgefäßen der Lymphknoten, und mit Injektionen von Trypanblau gefärbter Locke'scher Lösung in die Umgebung oberflächlicher Lymphgefäße, konnte SMITH wahrscheinlich machen, dass die Gefäßkontraktionen jeweils durch eine Zunahme des Binnendruckes ausgelöst werden. Die Versuche sprechen eindeutig dafür, dass der Druck bzw. der intravaskuläre Dehnungsreiz der natürliche Reiz für die Lymphgefäßbewegung ist. Neuerdings untersuchte E. HORSTMANN (1959) die Koordination der Lymphgefäßkontraktionen in den Extremitäten und im Mesenterium des Meerschweinchens. Nach seinen Untersuchungen wird die Lymphe durch aktive und rhythmische Kontraktionen der glatten Lymphgefäßmuskulatur befördert, wobei sich die einzelnen Klappensegmente in zeitlicher Koordination kontrahieren und als funktionelle Einheiten tätig sind. Diese Vorgänge werden im Film C 800/1959 E. HORSTMANN „Lymphbewegungen“ des Institutes für den Wissenschaftlichen Film in Göttingen festgehalten. Danach scheint die Koordination einander folgender Klappensegmente im Lymphgefäß nervös geregelt zu sein. Der

ältere Film von F. VERZÄR (1936) „Die Bewegung der Lymphgefäße“ aus der Kant. Lehrfilmsteile Basel, der ebenfalls die Lymphgefäßkontraktionen im Meerschweinchenmesenterium zeigt, gab den Anstoß zu den eigenen Untersuchungen. Die Kontraktionsbilder der Lymphgefäßperistaltik in diesem Film lassen an eine myogene Koordination denken. Die experimentelle Funktionsanalyse der Motorik isolierter Lymphgefäße lag im Rahmen unserer vergleichenden Physiologie der Blutgefäßperistaltik (MISLIN 1959).

Material und Methode.

Für das Studium der Lymphgefäß-Automatie (MISLIN 1961) und der für sie verantwortlichen natürlichen Reize wurden mesenteriale Lymphgefäße von 4—6 Wochen alten Meerschweinchen (*Cavia porcellus* L.) verwendet. Mit Hilfe eines Mikromanipulators werden Mikrokanülen in die isolierten Gefäße — bestehend aus 1—8 Kleppensegmenten — eingebunden (MISLIN 1947). Durchströmungsanordnung und Druckanordnung sowie die photoelektrische Registrierung über einen Niederfrequenzverstärker bei Direktschreibung (Schwarzer EEG-Gerät) wurde, wie bei unseren früheren Gefäßversuchen, beibehalten. Aus dem ausgeschnittenen

TABELLE
Adäquate Ringerlösung (LG-Ringer).

H ₂ O	1000 cm ³
NaCl	8,000 g
KCl	0,300 g
CaCl ₂	0,100 g
MgCl ₂	0,100 g
NaHCO ₃	1,000 g
NaH ₂ PO ₄	0,050 g
Glucose	1,000 g

Mesenterium werden in der adäquaten Ringerlösung die Chylusgefäße isoliert. Das auf der Durchströmungskammer montierte Lymphgefäßpräparat wird von der Druckflasche aus mit dem LG-Ringer (Tabelle) perfundiert. Die Temperatur im Versuchsfäß wird vom Umwälzthermostaten aus reguliert.

Lymphgefäßpräparat und Lymphangion.

Am isolierten Lymphgefäß an der Mikrokanüle fällt die relative Selbständigkeit der einzelnen Klappensegmente auf. R. O. SMITH hatte bereits auf die asynchrone Tätigkeit der Einzelsegmente hingewiesen. Vor allem zeigte der Anatom E. HORSTMANN, dass das Lymphgefäß keine kontinuierliche Gefäßröhre darstellt, sondern aus einer Reihe von Einzelröhrchen zusammengesetzt ist: „Jedes mit einer Klappe und einer Muskelmanschette versehene Segment stellt eine funktionelle Einheit dar.“ HORSTMANN weist nach, dass die einzelnen Segmente strukturell deutlich individualisiert sind. Die Segmentmuskulatur ist jeweils in Klappennähe wesentlich schwächer ausgebildet. Da der Übergang von einem Klappensegment zum nächst anschliessenden unmittelbar an der Basis der Klappen liegt, und bei sehr feinen und dünnen Lymphgefässen gerade diese Region frei von Muskelfasern ist, kommt es zu einer scharfen Segmentierung. Die hier erwähnte Auffassung des Klappensegmentes als funktionelle Einheit können wir durch eine Reihe physiologischer Kriterien stützen:

1. Am Lymphgefäßpräparat, das aus 1—8 Klappensegmenten besteht, findet man stets neben pulsierenden Segmenten auch Nichtpulsierende.

2. Benachbarte Klappensegmente sind häufig alternierend tätig.

3. Selbständig pulsierende Segmente sind vielfach durch nichtpulsierende Segmente getrennt.

4. Aneinanderliegende Klappensegmente können mit verschiedener Frequenz kontrahieren.

5. Ein Gefäßpräparat, das nur aus einem einzigen Klappensegment besteht, kann ebenfalls kontinuierliche und langdauernde rhythmische Kontraktionen aufweisen.

Die Versuche zeigen, dass das Lymphgefäß-Klappensegment ein autonomes Gebilde ist, das in struktureller und funktioneller Hinsicht als „Individuum“ gekennzeichnet werden muss. Nachdem mehrere Forscher (Literatur bei E. HORSTMANN 1959 und I. RUSZNYÁK, M. FOLDI und G. SZABO 1957) den strukturellen Aufbau der Lymphgefässe aus Klappensegmenten bestätigt haben, und uns der physiologische Beweis für die funktionelle Einheit und Autonomie

des Klappensegmentes gelungen ist, erscheint es uns als zweckmässig, das eigentliche segmentale Leistungselement am Lymphgefäss besonders zu bezeichnen. Wir möchten vorschlagen, dass Lymphgefäss-Klappensegment *L y m p h a n g i o n* zu nennen. Der Begriff dürfte prägnant und unmissverständlich sein.

Kontraktionsfrequenz.

Die Frequenz der Lymphgefässkontraktionen ist bei *in vivo*-Beobachtungen beim Meerschweinchen mit 10/' (HELLER 1869, WEBB 1933) 10—12/' (HORSTMANN 1959) und 8—10/' und 22/' (FLOREY 1927) angegeben worden.

Am Lymphgefässpräparat fanden wir selber in der Regel Frequenzmaxima zwischen 15 und 20/'. Die bisher höchste Frequenz betrug in unseren Versuchen 32/'. Zunächst ist die Feststellung wichtig, dass man bei isolierten mesenterialen Lymphgefässen desselben Tieres auffallend verschiedene Pulsfrequenzen findet (Gefäss-Eigenfrequenzen). Intakte und frisch isolierte Lymphgefässe zeigen regelmässig einen kontinuierlichen Puls. Periodenbildungen treten nur bei geschädigten und hypodynamen Gefässen auf. Lymphgefässe mit niedriger Eigenfrequenz zeigen meist die grössten Pulsamplituden. Die von uns beobachteten Eigenfrequenzen der Lymphgefässe scheinen sehr zähe im Zustand der Gefässmuskulatur verankert zu sein. Eine Beeinflussung der Pulsfrequenz gelingt sowohl mit natürlichen wie mit künstlichen Reizen nur in direkter Abhängigkeit von der individuellen Eigenfrequenz des isolierten Gefässes (vergl. Temperatur und Druckversuche).

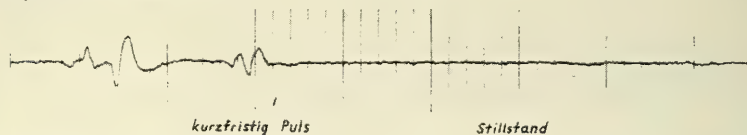
Ionenwirkungen.

Für die Vorversuche verwendeten wir als Nährlösung Augenkammerwasser vom Rind (MISLIN 1961); ausgehend von der Überlegung, dass die Lymphe relativ Eiweissarm ist. Für die pharmakologischen Versuche war hingegen eine geeignete Ringerlösung vorzuziehen. Zunächst fanden wir, dass die isolierten Lymphgefässe in normaler Tyrode nur kurzfristig pulsieren. Wurde eine Tyrode mit K^+ im Überschuss verwendet, so kontrahierten die Gefässe völlig normal und zeigten keine Unterschiede gegenüber dem Augenkammerwasser-Milieu. Es ergab sich, dass das K für die Lymphgefässaktivität besonders wichtig ist. In der adäquaten Ring-

erlösung (LG-Ringer), die wir demzufolge entwickelten, ist das K:Ca Verhältnis zur Tyrode derart verschoben, dass der K-Gehalt um 50% erhöht ist, und der Ca-Gehalt um 50% herabgesetzt wor-

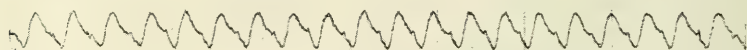
Jonen-Effekt

1) Tyrode ($K^+ : Ca^{++} = 1:1$)

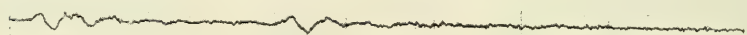


2) Tyrode ohne Ca^{++} ($K^+ : Ca^{++} = 2:0$)

f/m 9,6



3) Tyrode ohne K^+ ($K^+ : Ca^{++} = 0:2$)



anfänglich wenig Pulsation, dann Stillstand

Cavia porcellus, isoliertes mesent. Lymphgefäß

37° C, 10 cm H₂O

5 sec

ABB. 1.

den ist. Die Kurvenbeispiele Abb. 1 bei 2 zeigen einen ausgesprochenen K-Effekt.

Temperaturversuche.

Für sämtliche Temperaturversuche wurden stets frisch isolierte Lymphgefäße verwendet. Bei diesen liegt der biokinetische Temperaturbereich zwischen 22° C und 46° C. Er umfasst ca. 24° C. Wir heben hervor, dass dieser Temperaturbereich nur dann erhalten wird, wenn die Gefäßpräparation bei 38° C erfolgt. War hingegen die Umgebungstemperatur des Mediums während der Präparation ½ Stunde bis 1 Stunde unter 25° C abgesunken, so kontrahierten die Gefäße noch bei 15° C. Es kommt somit zu einer Verschiebung bzw. Ausweitung des biokinetischen Temperaturbereichs. Lymph-

gefässe, die z. B. 6 Stunden bei 2° C gehalten worden sind, zeigen den Pulsstillstand erst bei 10° C. Bei den höheren Temperaturen konnte keine Verschiebung des biokinetischen Temperaturbereichs festgestellt werden. Es ergibt sich damit eine ausgesprochene Kälteadaptation der isolierten Lymphgefässe. Der biokinetische Tempe-

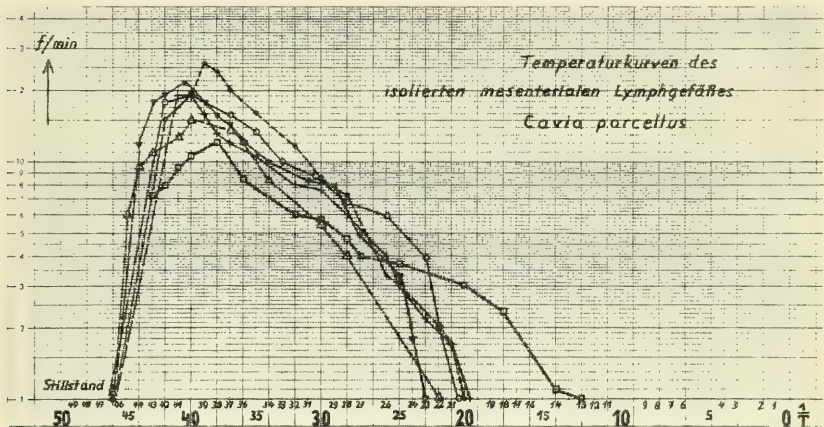


ABB. 2.

raturbereich kälteadaptierter Gefässe umfasst ca. 36° C, er hat sich um volle 12° C erweitert (Abb. 2). Man beachte hierzu die äusserste Kurve rechts (Temp. Punkt 13).

Die 6 Kurven der Abb. 2 zeigen eine regelmässige Frequenzzunahme mit steigender Temperatur, bis zu einem Frequenzmaximum bei 39 und 41° C. Es wird deutlich, dass die einzelnen Lymphgefässe jeweils ein individuelles Frequenzmaximum entsprechend ihrer Eigenfrequenz erreichen. Bei logarithmischer Auftragung der Pulsfrequenz in Beziehung zur absoluten Temperatur $\frac{1}{T}$ erhalten wir im mittleren Temperaturbereich zwischen 27 und 40° C eine annähernde Gerade, mit einem Neigungswinkel von ca. 45 Grad und einem Temperaturkoeffizient Q_{10} von 2,6 (— 4,3) (Abb. 3). Nach erreichtem Frequenzmaximum fällt die Pulsfrequenz entweder allmählich ab, oder der Puls kommt nach steilem Abfall rasch zum Stillstand. Es fällt auf, dass bei denjenigen Gefässen, die nach Überschreiten des Frequenzmaximums in ihrem Puls rasch abfallen, die Pulsamplitude ebenfalls stets rasch abnimmt.

Solche Gefässe zeigen nur noch kaum sichtbare Querschnittveränderungen, und sie beginnen auf längerer Gefässstrecke mit Pendelbewegungen. In Versuchen, bei denen die Gefässe bis auf maximal 2°C abgekühlt wurden und mehrere Tage bei dieser Temperatur gehalten wurden, war Puls auszulösen und es ergab sich ein rever-

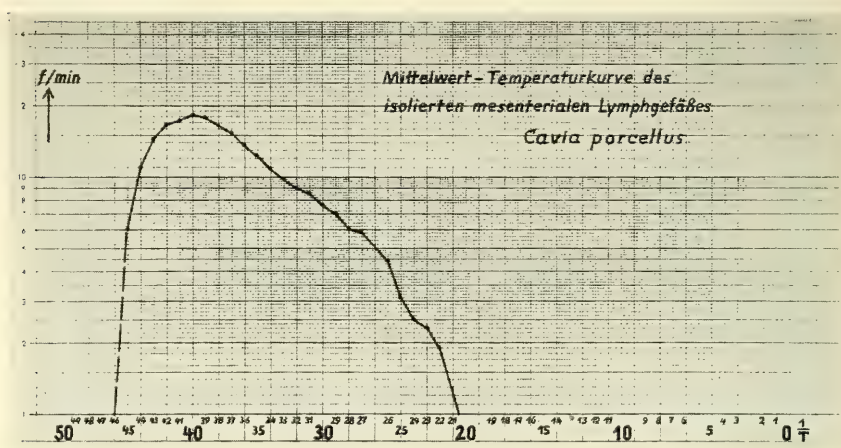


ABB. 3.

sibler Kältestillstand bei 9°C . Der reversible Wärmostillstand liegt zwischen 45 und 46°C . Bei 46°C ist der Wärmostillstand bereits irreversibel. Bemerkenswert ist, dass bei den Gefässen, die mehrere Tage in den Kühltank zur Aufbewahrung kamen, der Puls-wiederbeginn erst nach Aufwärmung auf 38°C festgestellt werden konnte. Bei den Temperaturversuchen musste darauf geachtet werden, dass die Temperaturstufen nicht zu gross waren, und vor allem auch die Temperaturveränderungen nicht zu rasch aufeinander folgten. Als vorteilhaft erwies sich der Temperaturanstieg in Stufen von 1°C innerhalb eines Zeitintervalls von 5 — $10'$. Erfolgte der Anstieg zu schnell, so traten häufig Perioden der Kon-traktionen auf, oder aber es trat schlagartig Pulsstillstand ein, der bis zu einer Stunde andauern konnte. Die Temperaturversuche lassen eine ausgesprochene Temperaturempfindlichkeit und auch Anpassungsfähigkeit erkennen. Sämtliche Temperaturkurven wurden bei konstantem Binnendruck von $10\text{ cm H}_2\text{O}$ durchge-führt.

Druckversuche.

Wir haben bereits gezeigt, dass als natürlicher Reiz für die rhythmischen Lymphgefäß-Kontraktionen der Druckreiz als intravasculärer Dehnungsreiz (Binnendruck) in Vordergrund steht (MISLIN 1961). Ein kontinuierlicher Puls des Lymphgefäßes ist nur bei einem Binnendruck von mindestens 4 cm H₂O möglich. Da aber nicht jedes Gefäß bereits bei diesem Druck zur Kontraktion angeregt wird, sondern einzelne Gefäße erst bei einem Druck von

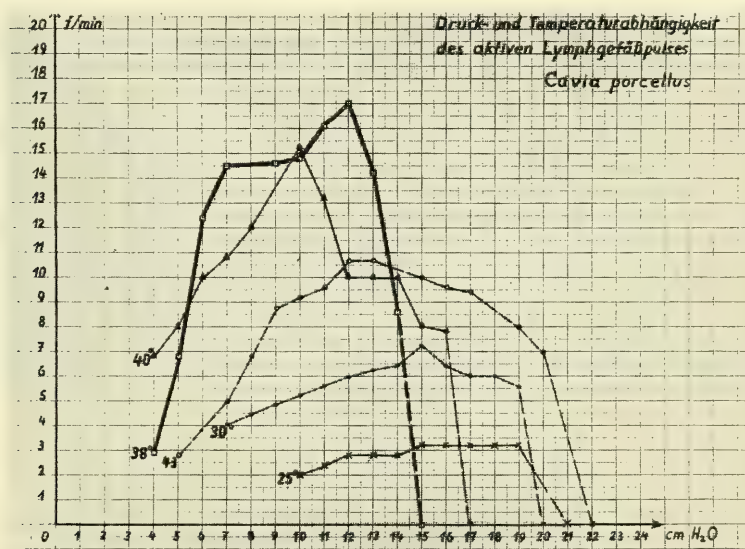


ABB. 4.

6 oder 7 cm H₂O zu pulsieren beginnen, spielt zweifellos auch die jeweilige Konditionierung und der Tonus des Lymphgefäßes eine bedeutendere Rolle für die Auslösung der initialen Kontraktion. Bei einem Binnendruck von 10—12 cm H₂O erhalten wir eine optimale Gefäßaktivität. Wir messen dabei eine Pulsfrequenz von 15—20'', die Gefäßamplituden können bis zum völligen Lumenschwund gehen. Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass für die Pulsauslösung Temperatur- und Druckreize gleichzeitig wirksam sein müssen. Bei niederen Temperaturen werden stets stärkere

Binnendrucke zur Pulsaktivierung benötigt als bei höheren Temperaturen (Abb. 4) zeigt 5 Druckkurven bei diversen Temperaturen. Die deutlich hervorgehobene mittlere Kurve gibt die Verhältnisse bei 38—39°C wieder. Die Lymphgefäße stehen bei dieser Versuchs-

Arginin - Effekt

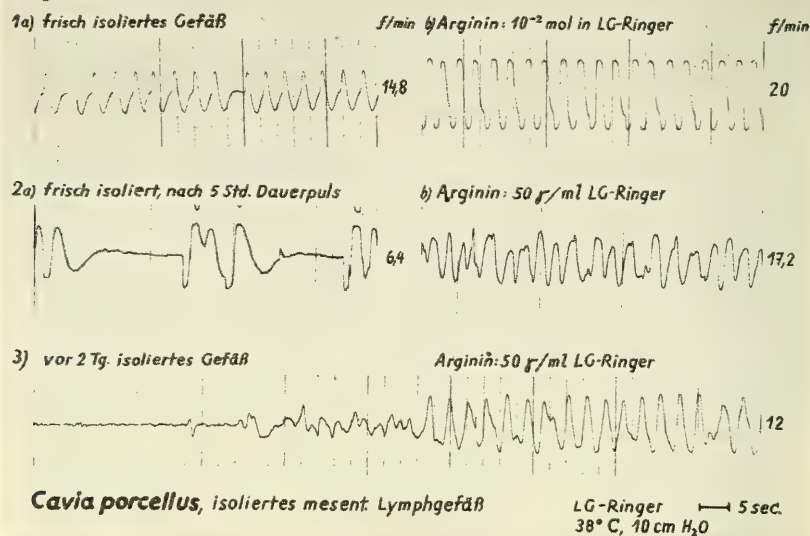


ABB. 5.

temperatur bei einem Binnendruck von 15 cm H_2O still. Es zeigt sich, dass die Gefäße bei niederen Temperaturen erst bei einem höheren Binnendruck stillstehen. Dies gilt ebenfalls für die Gefäße bei Temperaturen über 38° C. Der Kurvenverlauf kann wohl nur so interpretiert werden, dass die Gefäße im normalen Temperaturbereich die ausgesprochenste Temperaturempfindlichkeit zeigen. Die Versuche zeigen weiter, dass der Binnendruck nur in der Lage ist, die Pulsfrequenz der jeweiligen Temperaturstufe entsprechend zu steigern. Mit Druckanstieg steigt die Pulsfrequenz bis zu einem Maximum an und fällt dann — mit Ausnahme der Kurve bei 38° C — allmählich wieder ab. Der auffallende und charakteristische Unterschied der Kurve im physiologischen Temperaturbereich zu den übrigen Kurven spricht für die optimale Druckempfindlichkeit unter den natürlichen Bedingungen.

Erste pharmakologische Versuche.

Erfahrungen mit im Kühlschrank aufbewahrten isolierten Lymphgefäßen, die nach der Montage in der Versuchsanordnung nur noch im Rinder-Augenkammerwasser zum Pulsieren zu bringen gewesen sind, legte verschiedene Untersuchungen mit aktivierenden Substanzen nahe. Vorversuche mit Acetylcholin, Adrenalin, Noradrenalin, Histamin, brachten keine eindeutigen Ergebnisse. Bei Versuchen mit Aminosäuren wurde auf Grund unserer früheren Befunde mit L-Arginin an der isolierten Flughautvene der Chiroptera auch diese Substanz am Lymphgefäßpräparat getestet. Es zeigte sich, dass länger gelagerte Gefäße nach Zugabe von 50 Gamma pro ml L-Arginin auch im LG-Ringer zu aktivieren waren (Abb. 5).

Der Arginin-Effekt kommt — wie bei 2a zu erkennen ist — besonders gut an hypodynamen Gefäße die keinen kontinuierlichen Puls mehr zeigen, sondern in unregelmässigen Perioden pulsieren, zur Geltung. Nach der Argin-Applikation verschwinden die Periodenbildungen sehr rasch, und die Lymphgefäßkontraktionen werden normalisiert und gehen in einen kontinuierlichen Dauerpuls über, der stundenlang andauern kann. L-Arginin erhöht den Tonus und die Frequenz und vertieft die Amplitude des Lymphangions.

Zusammenfassend lässt sich vorläufig sagen, dass die bisherigen Ergebnisse mit dem Lymphgefäßpräparat einen autochthonen, zweifellos auch myogenen Druck- und Temperaturabhängigen Automatismus des einzelnen Klappensegmentes (Lymphangion) beweisen. Die Frage, inwieweit auch die nervösen Elemente bei der Tätigkeit des Einzelsegments Einfluss nehmen, lässt sich erst nach systematischen Untersuchungen des Elektrolymphangiogramms (Elg) und der detaillierten Pharmakologie des Lymphangions beantworten.

Frau Dora Rathenow-Mercier habe ich für die wertvolle Mitarbeit zu danken, der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die apparative Unterstützung.

LITERATUR

- FLOREY, H. 1927. *Reactions of and absorption by lymphatics, with special reference to those of the diaphragm.* Brit. J. Exp. Path. 8: 479.

- HELLER, A. 1869. *Über selbständige rhythmische Kontraktionen der Lymphgefäße bei den Säugetieren*. Zbl. med. Wiss. 545.
- HEWSON, W. 1844. *The Works of William Hewson*. London, The Sydenham Society.
- HORSTMANN, E. 1959. *Beobachtungen zur Motorik der Lymphgefäße*. Pflüger's Archiv. 269: 511-519.
- MISLIN, H. 1947. *Temperatur- und Druckabhängigkeit der isolierten, autonom tätigen Flughautvene (Chiroptera)*. Helv. Physiol. Acta 5: C 18-C 19.
- MISLIN, H. 1959. *Zum physiologischen Potenzbegriff*. Exper. Vol. XV/12: 484.
- 1961. *Experimenteller Nachweis der autochthonen Automatie der Lymphgefäße*. Exper. 17: 29.
- und H. HELFER. 1957. *Erregungsleitung in der Wand der Flughautvenen (Chiroptera-Dreivenenpräparat)*. Revue Suisse de Zoologie, Tome 64, Nr. 19.
- RUSZNYÁK, I., M. FÖLDI und G. SZABO. 1957. *Physiologie und Pathologie des Lymphkreislaufs*. Veb. Gustav-Fischer-Verlag Jena.
- SMITH, R. O. 1949. *Lymphatic contractility*. The Journal of Experimental Medicine, 497-509.
- WEBB, R. L. 1933. *Observations on the propulsions of lymph through the mesenteric lymphatic vessels of the living rat*. Anat. Rec. 57: 345.

N^o 23. **J.-P. Ribaut.** — Un nouveau moyen pour étudier la prédation dans les nichées: L'œuf postiche. (Avec 2 photographies dans le texte.)

Musée zoologique, Lausanne.

En 1958, je décidai d'étudier la population de Merles noirs (*Turdus merula* L.) de la Campagne de Bellerive à Lausanne. Ce parc possède une superficie de 6 ha et 25 couples y ont niché en 1959, de même qu'en 1960. Pendant ces deux années, 153 nids furent trouvés, dont 109 ont pu être observés et « suivis » d'une manière satisfaisante. Or parmi ces 109 nids, 54 ont été vidés de leur contenu par des prédateurs, ce qui représente le 50% du total.



FIG. 1.

Oeuf postiche entamé par un Corvidé.

Remarquer les traces de coups de becs: marques triangulaires et circulaires.

Devant l'ampleur de ces dégâts, j'ai cherché un procédé permettant d'identifier l'auteur de ces déprédations. Je savais qu'il devait s'agir principalement de Corvidés et d'Ecureuils, mais comment en avoir la preuve et connaître l'importance relative des dégâts commis par ces divers animaux ? Ni la photographie, ni l'observation permanente ne sont des moyens à envisager dans une étude de ce genre.

Le 7 mai 1960, M. le professeur Guénin et moi-même imaginons ensemble la méthode de « l'œuf postiche », qui consiste en ceci: des œufs de Merle sont vidés de leur contenu. Par la petite ouverture pratiquée à cet effet, j'introduis partiellement un fil nylon, puis de la paraffine liquéfiée à environ 80°. En se refroidissant, cette dernière se solidifie et emprisonne la portion du fil nylon se trouvant dans l'œuf. L'autre partie de ce fil sert à fixer l'œuf dans le nid, à côté des œufs ou jeunes qu'il contient déjà.

Le résultat escompté était le suivant: le prédateur qui découvrirait ce nid muni d'un œuf postiche, va manger ou emporter le contenu normal et chercher à faire de même avec l'œuf ajouté. Comme il est fixé au fond du nid, il ne pourra l'enlever, mais en

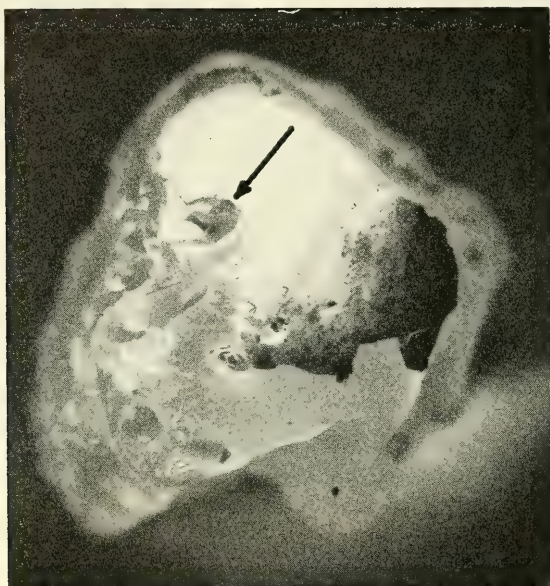


FIG. 2.

Oeuf postiche entamé par une Hermine (*Mustela erminea* L.). Remarquer les diverses cavités, dues aux canines, l'une étant particulièrement grande.

cherchant à le faire, il laissera dans la coquille et dans la paraffine des traces de dents ou de coups de bec. L'examen de ces dernières devrait permettre l'identification du voleur.

Les résultats obtenus dans 19 nids étudiés par cette méthode sont les suivants:

- 6 nids réussis (les jeunes ont quitté le nid normalement);
- 3 nids abandonnés (alors qu'ils contenaient des œufs);
- 10 nids vidés par des prédateurs.

Parmi ces derniers, 4 ne donnèrent aucune indication, car dans trois cas, l'œuf postiche a été emporté, et dans le quatrième, l'œuf

est resté intact au fond du nid, alors que les quatre petits avaient été pris. Les 6 autres nids pillés peuvent être classés de la manière suivante:

nids détruits par Corvidés: 2 nids

Ecureuils: 2 nids (*Sciurus vulgaris* L.) .

Hermine: 1 nid (*Mustela erminea* L.)

Carnivore: 1 nid (détermination impossible).

Ce procédé donne donc de bons résultats. Les Merles ne réagissent pas à l'adjonction de l'œuf postiche, qui ne trouble pas leur comportement. Les prédateurs ne repèrent pas plus facilement ou plus difficilement les nids marqués par cette technique; et il semble que la plupart d'entre eux ne réussissent pas à différencier l'œuf postiche d'un vrai œuf. Il est de la plus haute importance de savoir si ces remarques seront pleinement confirmées ou non.

Pour pouvoir identifier les œufs « entamés » avec la plus grande certitude possible, j'ai commencé cet hiver une collection d'œufs postiches modèles. A cet effet, j'ai cherché à me procurer des Corvidés et certains Mammifères auxquels j'ai donné de ces œufs à manger. Des résultats, très irréguliers, ont déjà été obtenus avec des Corneilles noires (*Corvus corone* L.), des Pies (*Pica pica* L.), un Ecureuil (*Sciurus vulgaris* L.) et des Loirs gris (*Glis glis* L.).

N^o 24. **R. Schloeth**, Zerneß. — Einige Verhaltensweisen im Hirschrudel ¹.

Schweiz. Nationalpark

Unter männlichem Rotwild findet im Jahreszyklus eine ganz bestimmte Periodik des Zusammenlebens statt. Mit Ausnahme der etwas über einen Monat dauernden Brunftzeit (hier ca Mitte Sep-

¹ Ausgeführt mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

tember bis Mitte Oktober) verbringen die erwachsenen Hirsche das ganze Jahr in loser Gesellschaft ihrer Geschlechtsgenossen. Während die mittleren und älteren Hirsche das ganze Jahr über zusammenhalten und nur zu Brunftzeit die Tendenz zur Isolierung zeigen, sind die jüngeren meist freier und ungebundener, schliessen sich jedoch gerade während der Brunft gerne in kleinen Gruppen zusammen, sofern viele einzelne Platzhirsche das Feld behaupten. Somit hängt die Periodik des Zusammenlebens vom Alter wie vom Geschlechtszyklus ab.

Die Rudelgrösse schwankt ausserordentlich stark, ebenso der Zusammenhalt innerhalb der Rudel. Es gibt beim männlichen Rotwild keine geschlossenen Verbände, die während festen Zeiträumen zusammenbleiben. Vielmehr sind diese Verbände in der Regel äusserst locker. Sie umfassen im Winter und Frühling zumeist 3—6 Individuen, während sich im Sommer 15 und mehr Geweihte temporär zusammenschliessen können, namentlich in der sog. Feisthirschzeit (vgl. auch ALTMANN, 1952 über Wapiti).

Eine ganze Reihe von Beziehungsformen bereichert das lose Beisammensein in diesen geselligen, aber nicht streng sozialen Verbänden. Wir unterscheiden direkte und indirekte Beziehungen.

Zu den direkten Beziehungen gehören Beriechen, Aufreiten, Verjagen und Scheinkampf (Hornen). Der Ernstkampf ist ausschliesslich während der Brunftzeit zu beobachten. Zerhornen (Schlagen) von Bäumen, Bodenhornen, Suhlen und Scharren werden als indirekte Beziehungen bezeichnet, da ihre Einwirkung auf den Sozialpartner über Objekte der Umwelt stattfindet.

Der Scheinkampf.

Im vorliegenden Bericht sollen eine direkte und eine indirekte Beziehungsform beschrieben und auf ihr Auftreten im Tageslauf untersucht werden: Der Scheinkampf und das Zerhornen von Bäumen (Schlagen). Die letztere Form ist ausserdem Gegenstand einer mehrjährigen quantitativen Untersuchung, deren Ergebnisse später mitgeteilt werden.

Scheinkampf wird häufig als Kampfspiel bezeichnet. MEYER-HOLZAPFEL (1956) charakterisiert das Kampfspiel wie folgt: Es besteht in einem mit den artspezifischen Waffen (Zähnen, Hörnern, Geweihen, Extremitäten) ausgeführten Scheinbalgerei, bei der das arteigene Kampfzeremoniell beibehalten wird (p. 15).

Beim Rotwild tritt Scheinkampf nur im männlichen Geschlecht und bei jüngeren Kälbern beider Geschlechter auf. Dazu benützen die Hirsche die Geweihe, Kälber jedoch die Vorderbeine. Während der geweihlosen Zeit können unter Hirschen nur Zänkereien beobachtet werden, die, wie beim weiblichen Rotwild, mit den Vorderläufen ausgefochten werden. Sofort nach, oder zuweilen auch kurz vor dem Fegen, beginnen die Scheinkämpfe der Hirsche aller Altersstufen, um dann bis gegen die Brunft zahlenmässig immer mehr zuzunehmen. Während des Winters können Scheinkämpfe seltener beobachtet werden. Bei Nahrungsmangel fallen sie oft für längere Zeit ganz aus (vgl. ALTMANN, 1952). Die Dauer dieser Balgereien kann mehrere Minuten bis über eine Viertelstunde betragen. Häufiger Wechsel der Initiative ist dabei die Regel. DARLING (1937) berichtet über ähnliche Beobachtungen am schottischen Rotwild, ebenso GRAF (1956) vom Roosevelt-Hirsch (*Cervus canadensis roosevelti*).

In gewissem Sinne spiegelt der Scheinkampf die Bewegungen und Schläge des Ernstkampfes im „Zeitlupen-Tempo“ wider. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Formen ist jedoch die Stellung der Tiere: gelockert und verspielt im Scheinkampf, gespannt und angestrengt im Ernstkampf.

Kampfspiele treten besonders bei denjenigen Paarhufern auf, welche sich durch enges Zusammenleben und gut entwickelte Stirnaufsätze auszeichnen. Die Weibchen nehmen in der Regel nur dann daran teil, wenn sie ihrerseits mit Stirnwaffen ausgerüstet sind, aber auch dann seltener als die ♂♂ (vgl. SCHLOETH, 1958; im Druck). Stirndrängen zwischen hornlosen ♀♀ kann indessen ausnahmsweise — auch beim Rotwild — beobachtet werden. Besonders intensive Scheinkämpfe meldet WALTHER (1958) von vielen geselligen Antilopenarten. Sozialform und Morphologie der äusseren Gestalt stehen in einer intensiven Wechselwirkung mit den gerichteten Verhaltensweisen des Zusammenlebens (vgl. PORTMANN, 1953).

Ein kurzer Vergleich mit zwei andern, im Nationalpark vertretenen Arten der Horntiere, dem Steinwild und der Gemse, drängt sich auf. Sozialform und Bewaffnung des Steinwildes sind denjenigen des Rotwildes ähnlich, in mancher Beziehung sogar noch stärker entwickelt: 1. Die ♂♂ leben auch während der Brunft zusammen. 2. Auch die ♀♀ sind gehörnt. Beobachtungen in freier

Wildbahn zeigen, dass die Scheinkämpfe unter den Böcken ausserordentlich häufig auftreten. Man ist sogar versucht zu sagen, der Scheinkampf ersetze beim männlichen Steinwild praktisch auch den Ernstkampf.

Geradezu gegensätzlich verhält es sich beim Gemswild. Die Böcke leben das ganze Jahr über von ihresgleichen weitgehend isoliert. Scheinkämpfe können kaum beobachtet werden — offensichtlich sind die spitzen, nach hinten gerichteten Gernskruken auch dazu gar nicht geeignet.

Das Schlagen.

Das Schlagen oder Zerhornen von Bäumen des männlichen Rotwildes muss vom eigentlichen Fegen des Bastgeweihes unterschieden werden. RAESFELD (1957) macht hingegen keinen Unterschied zwischen Schlagen und Fegen. Schlagen kann vom September bis zum Geweihabwurf (Februar, März) beobachtet werden, am häufigsten unmittelbar vor und während der Brunft. Im Winter kommt es regelmässig vor, doch mit bedeutend geringerer Intensität ausgeführt.

Dickere Bäume werden vorwiegend mit der Geweihbasis und den Augsprossen, der Stirn und der Kopfseiten bearbeitet, daher auch ihr Name „Reibbäume“. Biegsamer Jungwuchs sagt dem Rotwild am meisten zu: mit kräftigen Schlägen entfernt der Hirsch Seitenäste und Rinde, um nicht selten schliesslich auch noch die Spitze zu knicken. Die weiblichen Stücke pflegen ihrerseits den Kopf gerne an ähnlichen Bäumen zu scheuern, und zwar auch dann, wenn kein Haarwechsel auftritt, auf welchen dieses Verhalten gerne zurückgeführt wird. Vielmehr scheint hier ein Zusammenhang zwischen männlichem und weiblichem Gebaren zu bestehen, ähnlich, wenn auch weniger deutlich sichtbar, wie ihn GRAF (1956) vom amerikanischen Roosevelt-Wapiti beschreibt. Die Weibchen dieses nahen Verwandten unseres Rotwildes schälen mit den Zähnen die Rinde in langen Streifen von Bäumen ab, worauf sie am entblössten Holze das Kinn und die Kopfseiten reiben, während die männlichen Tiere die Rinde mit dem Geweihansatz entfernen, wie dies bei unseren Hirschen der Fall ist.

Neben kleinen Bäumen verwenden die Hirsche auch die tieferen Aeste von starken Bäumen, um mit dem Geweih hineinzuschlagen.

Ferner zeigen sie auch eine Vorliebe für weiche, federnde Legföhrenäste.

Auftreten von Scheinkampf und Schlagen im Tageslauf.

Im Tageslauf vieler sozial lebender Horntiere wechseln gemeinsame Tätigkeitsperioden mit gemeinsamen Ruheperioden ziemlich regelmässig ab. Nach der frühmorgendlichen Aesung, die schon vor Tagesanbruch einsetzt, gibt sich unser Rotwild im Sommer einer ausgedehnten Ruhe hin. Meist werden nach 1—2 Stunden kurze Fressperioden eingeschaltet. Gegen Abend setzt wieder eine längere Aesung ein, welche lange nach Dunkelwerden in eine ähnliche Ruheperiode übergeht, wie tagesüber.

Bekanntlich setzen Stimmungen — solche der Tätigkeit, wie solche der Ruhe — nicht schlagartig ein, sondern gehen langsam fortschreitend ineinander über. Gerade in dieser labilen Übergangsphase besteht nun die Neigung, sich in vermehrtem Masse dem Sozialpartner zuzuwenden. Quantitative Beobachtungen an halbwilden Rindern zeigten eine ausserordentliche Häufung direkter und indirekter Beziehungen während dieser Tätigkeitswechsel (SCHLOETH, im Druck). Beim Steinwild stehen die Ergebnisse vieler diesbezüglicher Beobachtungen denjenigen der Rinder nicht nach. Beobachtungen an zahlreichen Arten von Zoo-Paarhufern bestätigten diese Feststellungen ebenfalls.

Längere Beobachtungen an grösseren Hirschrudeln zeigten eine ausgesprochene Häufung direkter und indirekter Beziehungen bei jedem ausgeprägten Tätigkeitswechsel. Am intensivsten waren diese Verhaltensweisen morgens vor dem Einwechseln und abends nach dem Auswechseln. Blieben die Rudel tagsüber auf einer hochgelegene Alpweide draussen, so traten Scheinkämpfe und Schlagen — bei Mangel an Bäumchen über der Baumgrenze vorwiegend in den Boden — meist nach einer gewissen Sättigung oder nach einer Ruheperiode auf. Bezeichnend für das Vorkommen dieser Verhaltensweisen, ganz ähnlich wie bei den elementaren Tätigkeiten der Nahrungsaufnahme oder des Ruhens, war die kollektive Stimmung. Oft konnten mehrere scheinkämpfende Paare gleichzeitig beobachtet werden, auch fanden häufig Partnerwechsel statt.

Es ist für diese gehäufte soziale Beziehungnahme typisch, dass in derselben Situation unter den Jungtieren die meisten Spiele (Lauf- und Verfolgungsspiele) auftreten.

Einige Beispiele von Beobachtungen:

Datum	Dauer der Beobacht.	Anzahl ♂♂	Anzahl Scheinkämpfe
28.9.59	30 Min.	11	6
3.9.50	10 »	3	4
10.9.59	15 »	4	5
11.9.59	45 »	14	4
14.9.60	35 »	5	4

Das Schlagen kann sowohl beim einzelnen Hirsch wie auch als kollektive Tätigkeit beobachtet werden. Nach den bisherigen Feststellungen tritt kollektives Schlagen meist als verhältnismässig wenig intensives Verhalten, z. B. an geschmeidigen Legföhrenästen, auf, welches keine beträchtlichen Spuren hinterlässt. Dagegen können in andern Fällen jüngere Bäume bis zu 1,80 m Höhe völlig zerstört werden.

Einige Beobachtungen von Schlagen:

Datum	Dauer der Beobacht.	Anzahl ♂♂	Anzahl Schlagen
28.8.59	30 Min.	11	9
11.9.59	45 »	14	5
2.9.60	30 »	6	5
6.9.60	50 »	8	5
9.9.60	40 »	5	5

Kurz vor der Brunftzeit können die beiden beschriebenen Verhaltensweisen besonders häufig auftreten. Im Verlaufe der Brunft jedoch findet Scheinkampf nur zwischen ganz jungen ♂♂ statt, wogegen das Zerschlagen von Bäumen vorwiegend von älteren Einzeltieren geübt wird. Sehr oft finden sich die Schlagbäume auch in der Nähe von Suhlen.

LITERATUR

- ALTMANN, M. 1952. *Social Behaviour of the Elk (Cervus canadensis nelsoni) in the Jackson Hole Area of Wyoming*. Behaviour 4: 116-143.

- DARLING, F. 1937. *A Herd of Red Deer*. London.
- GRAF, W. 1956. *Territorialism in Deer*. JI. of Mammalogy, 37: 165-170.
- MEYER-HOLZAPFEL, M. 1956. *Das Spiel der Säugetiere*. Aus: Küenthal's Handbuch der Zoologie VIII, 10: 1-35.
- PORTMANN, A. 1953. *Das Tier als soziales Wesen*. Zürich.
- RAESFELD, F. von. 1957. *Das Rotwild*. 4. Aufl. Hamburg-Berlin.
- SCHLOETH, R. 1958. *Cycle annuel et comportement social du Taureau de Camargue*. Mammalia 22: 121-139.
- Im Druck. *Qualitative und quantitative Untersuchungen über die sozialen Beziehungen — insbesondere die soziale Rangordnung — des halbwilden französischen Kampfrindes*. Zs. f. Tierps.
- WALTHER, F. 1958. *Zum Kampf- und Paarungsverhalten einiger Antilopen*. Zs. f. Tierps. 15: 340-380.

N^o 25. **W. Stingelin.** — Grössenunterschiede des sensiblen Trigeminskerns bei verschiedenen Vögeln.
(Mit 1 Textabbildung.)

Zoologische Anstalt Basel.

Die sensiblen und motorischen Kerngebiete der Medulla oblongata sind für eine grosse Zahl von Vögeln beschrieben worden. Die Topographie der Vogelmedulla ist bekannt und auch die Faserverbindungen der meisten Kerne sind für viele Fälle beschrieben worden; auch die Homologien innerhalb der Wirbeltierklasse, insbesondere mit Reptil und Säugetier, sind bis auf wenige diskutabile Kerne dargestellt worden.

Ich möchte hier nicht auf solche qualitativen Probleme eingehen sondern am Beispiel eines in der relativen Grösse bei verschiedenen Vögeln extrem variierenden Kernes ein quantitatives Ergebnis vorlegen und auf die mögliche Bedeutung von speziellen Massenanalysen für das Verständnis des Zentralnervensystems hinweisen.

Exakte Untersuchungen über die Kernmassen, Volumenmessungen oder Zellauszählungen sind mir aus der Literatur nicht

bekannt.¹ Angaben, die sich auf die Grössenunterschiede homologer Kerne bei verschiedenen Vögeln beziehen, sind selten. Bei SINN (1913) findet sich zB folgender vager Grössenvergleich, der sich auf den hier als Beispiel gewählten sensiblen Hauptkern des Trigeminus bezieht: „Der sensible Hauptkern des Trigeminus ist bei allen Vögeln gut ausgebildet, am stärksten bei Sichler und Ente, am schwächsten beim Geierfalken.“

Meine eigenen Untersuchungen haben gezeigt, dass der sensible Hauptkern des Trigeminus nicht nur bei Sichler und Ente ausserordentlich mächtig entwickelt ist, sondern auch bei andern Vogeltypen wie Schnepfen und Papageien; bei allen übrigen mir bis jetzt bekannten Vögeln, erreicht der Kern hingegen nur einen bedeutend geringeren Ausbildungsgrad.

Solche Grössenunterschiede sind auffällig und nicht nur im primären Trigeminusgebiet festgestellt worden sondern auch in andern Zentren der Medulla oblongata. Sie werden momentan im Rahmen einer ausführlicheren Arbeit auf vergleichender Basis untersucht.

Wenn von der Grösse eines Kerngebietes gesprochen wird dann stellt sich sofort auch die Frage nach der Bedeutung der Grösse für die Leistung eines solchen Gebietes. Einerseits steht die Grösse eines sensiblen Kerngebietes sicher in Beziehung zur Ausbildung des Sinnesorgans. Im Falle des Trigeminuszentrums scheint dieser Zusammenhang gegeben: Der Schnabel, das Innervationsgebiet des Trigeminus ist bei Sichler, Ente, Schnepfe und auch beim Papageientypus von beträchtlicher Grösse. Andererseits, und hier scheint mir das interessantere Problem zu liegen, dürfte sich die nervöse Energie eines primären Zentrums, deren Aequivalent die Grösse wenigstens angenähert sein dürfte, auch auf höhere, übergeordnete Zentren auswirken.

Wenn solche Proportionsbeziehungen durch exakte Messungen aufgezeigt werden können, dann ist die Möglichkeit gegeben Systemzusammenhänge innerhalb des Zentralnervensystems nachzuweisen. Dass solche Proportionsbeziehungen von niederen zu höheren

¹ Die Zellenzahl der akustischen Kerngebiete ist neuerdings für einige Eulen und Singvögel von WINTER bestimmt worden. Unter anderem wird eine quantitative Beziehung zwischen Sinnesorgan und centraler Endstätte aufgezeigt: Mit wachsender Cochlea-Länge steigt die Gesamtzellenzahl. (Prof. J. SCHWARTZKOPFF, briefl. Mitt.)

Zentren bestehen, dass die Grösse einer Funktionseinheit, wie sie im gut abgrenzbaren sensiblen Hauptkern des Trigeminus vorliegt, zur Grösse eines Vorderhirnareals in deutlicher Proportion steht, soll hier gezeigt werden.

Dieses Vorderhirnareal oder Projektionsgebiet des Trigeminus ist von verschiedenen Autoren im frontalsten Bezirk des Grosshirns vermutet worden. WALLENBERG hat schon anno 1903 eine Faser-

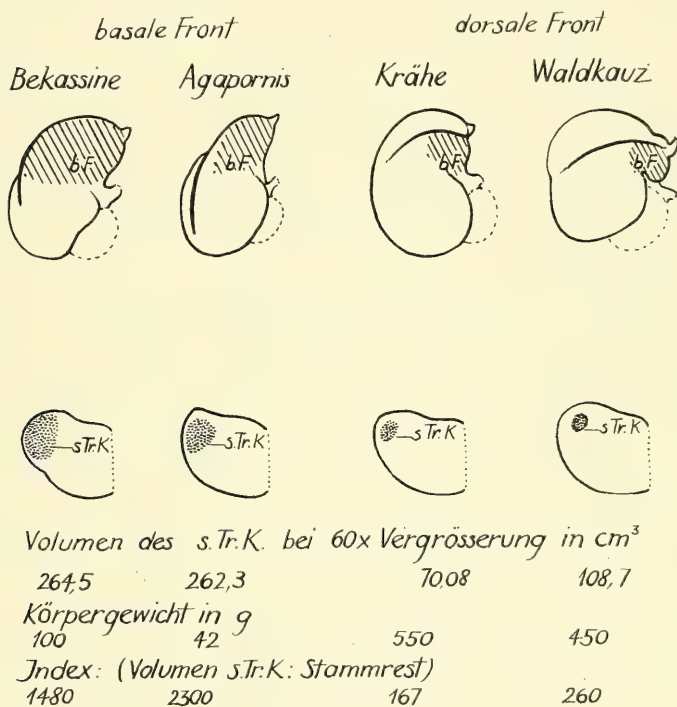


ABB. 1

bahn durch Degenerationsversuche ermittelt, welche im Trigeminuskern beginnt und ohne Unterbruch in die frontalsten Partien des Grosshirns zieht (Tractus quinto-frontalis). Diese direkte Verbindung vom Tastzentrum des Schnabels zur Gegend des Bulbus olfactorius, welcher dieser Stirnpartie unmittelbar aufsitzt, legte den Schluss nahe, dass die frontalste Partie des Grosshirns Korrelationszentrum der Oralsinne sei (KAPPERS); dass hier Impulse, welche aus dem Riechlappen und dem sensiblen V Kern eintreffen

also Riech- und Tastimpulse integriert werden. Meine Untersuchungen bestätigen diese Vermutung (Abb. 1). Die Grösse des Stirnteils steht, wie Abb. 1 zeigt, in deutlicher Proportion zum Trigeminskernvolumen. Links oben sind 2 Grosshirntypen in seitlicher Ansicht dargestellt, welche eine mächtige Vorwölbung der Stirnpartie, eine sogenannte basale Front (STINGELIN) aufweisen; der Sagittalwulst ist nach hinten verlagert. Rechts sind 2 Gehirne abgebildet, deren Stirnteil nur schwach entwickelt ist; hier nimmt der Wulst Frontstellung ein.

In der unteren Reihe sind Querschnitte durch die Medulla auf der Höhe der sensiblen Trigeminskernkerne dargestellt. Man erkennt deutlich, dass die Querschnitte des sensiblen Trigeminskerns bei Bekassine und Agapornis, mit stark entwickelter basaler Front, eine beträchtlich grössere Fläche am Querschnitt der Medulla einnehmen als bei Krähe und Waldkauz, wo die basale Front reduziert erscheint.

Noch drastischer wird die Zuordnung vom mächtigen sensiblen Trigeminskern zur basalen Front, beim Zahlenvergleich. Die obere Zahlenreihe gibt die absoluten Volumenwerte bei 60 facher Vergrösserung, die unterste Zahlenreihe sind Indexwerte, die als Quotient von Trigeminskernvolumen und Masse des Stammrests eines entsprechend schweren Hühnervogels gewonnen wurden (PORTMANN).

Durch die Indexwertdarstellung werden Körpergrössenunterschiede ausgeglichen. Diese Indexzahlen zeigen, dass bei Vogeltypen mit mächtig ausgebildeter basaler Front der sensible Hauptkern des Trigenimus relativ etwa 10 Mal voluminöser ist als bei Vögeln, deren basale Front nur unscheinbar entwickelt ist. In die Kategorie mit relativ kleinem Trigeminskern gehören nicht nur die in der Figur abgebildeten Grosshirntypen mit extrem mächtigem Sagittalwulst, sondern auch alle jene Vögel, welche in ihrer Grosshirnplastik nur eine niedere Formstufe erreicht haben wie zB Hühner und Tauben.

Die Grössenkorrelation der beiden Gehirnareale ist offensichtlich. Wir sind daran, diesen Systemzusammenhang auf breiter Basis zu verifizieren und an weiteren Beispielen zu erhärten. Nachgewiesen ist die Beziehung primäres sensibles Trigenimuszentrum – basale Front ausser für Agapornis und für die Bekassine noch für den Wellensittich und für die Mandarinente.

Anhand dieses einen Beispiels wollte ich ganz allgemein auf die Bedeutung von exakten Massenanalysen im Zentralnervensystem hinweisen. Es dürfte möglich sein, mit den einfachen Methoden der histologischen Technik und anschliessender Volumensmessung, Funktionszuordnungen von Arealen oder Kernen im Zentralnervensystem aufzudecken, nicht nur wie das gewählte Beispiel gezeigt hat, zwischen Zentren der Medulla und Arealen des Grosshirns, sondern, wie ich in einer ausführlicheren Arbeit zeigen werde, auch zwischen Kerngebieten innerhalb der Medulla oblongata.

LITERATUR

- KAPPERS, A., C. G. HUBER and E. C. CROSBY. 1960. *The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man*. Hafner, New York.
- PORTMANN, A. 1946/47. *Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux*. I, Alauda 14: 1-20. II, III, Alauda 15: 1-15 et 162-171.
- SANDERS, E. B. 1929. *A consideration of certain bulbar, midbrain, and cerebellar centers and fiber tracts in birds*. J. Comp. Neur. 49: 155-222.
- SINN, R. 1913. *Beiträge zur Kenntnis der Medulla oblongata der Vögel*. Monatsschr. f. Psychiat. u. Neurol. 33: 1-39.
- STINGELIN, W. 1958. *Vergleichend morphologische Untersuchungen am Vorderhirn der Vögel auf cytologischer und cytoarchitektonischer Grundlage*. Helbing u. Lichtenhahn, Basel. S. 1-123.
- 1958. *Vorderhirn und Anpassungstypus*. Proc. XIIth Intern. Ornith. Congress, Helsinki. S. 681-693.
- WALLENBERG, A. 1903. *Der Ursprung des Tractus isthmo-striatus (oder bulbo-striatus) der Taube*. Neurol. Centr. Bl. 22: 98-101.
-

N^o 26. **I. Walker**, Zürich. — *Drosophila* und *Pseudeucoila* II. Schwierigkeiten beim Nachweis eines Selektionserfolges¹. (Mit 3 Textabbildungen.)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

1. EINLEITUNG

Diese Arbeit schliesst unmittelbar an eine, vor einem Jahr publizierte Mitteilung an (HADORN und WALKER, 1960). Auf eine ausführliche Einleitung sowie auf eine Beschreibung der Versuchsmethode wird deshalb verzichtet. In der vorangegangenen Arbeit wurde anhand der sogenannten Kapselraten (% Wirtslarven, die den Parasiten in Pigmentkapseln hüllen) gezeigt, dass durch geeignete Selektionsexperimente die Abwehrfähigkeit von *Drosophilastämmen* gegenüber der Schlupfwespe *Pseudeucoila* erhöht werden kann. Hingegen gelang es nicht, denselben Selektionserfolg in einer verbesserten Fliegenschlüpfraten (%erfolgreiche Wirte trotz Parasitierung) nachzuweisen. Die vorliegende Arbeit befasst sich nun mit folgender Frage: Warum zeigt ein Wirtsstamm, der durch wiederholte Parasitierung unter einem gewissen Selektionsdruck steht, und der nachweislich seine Abwehrfähigkeit unter diesem Selektionsdruck erhöht (verbesserte Kapselraten), trotzdem keine verbesserte Überlebenschance d. h. verbesserte Schlüpfraten (vergl. HADORN und WALKER, 1960, Abb. 4 und 5).

Im Folgenden soll nun untersucht werden, von welchen Faktoren die Fliegenschlüpfrate in einem solchen Experiment abhängig ist.

2. RESULTATE

a) *Die Abhängigkeit der Fliegenschlüpfrate vom Parasitierungsgrad.*

Je mehr *Drosophilalarven* parasitiert werden, desto mehr Wespen, bzw., desto weniger Fliegen schlüpfen aus der betreffenden

¹ Ausgeführt mit Unterstützung der Karl Hescheler-Stiftung.

Herrn Prof. E. Hadorn bin ich für die Förderung dieser Arbeit zu herzlichem Dank verpflichtet.

Herrn Prof. H. Burla danke ich für seine wertvolle Mitberatung.

Zucht. Da nie alle Versuchslarven parasitiert wurden, schlüpfen aus einer Schale nebst den erfolgreich abwehrfähigen Wirten immer noch eine Anzahl nicht parasitierter Fliegen. Die durch Auszählen ermittelte Fliegenschlüpftrate ist deshalb kein zuverlässiges Mass für die Abwehrfähigkeit der Wirtslarven. Durch die in der früheren Arbeit beschriebene Methode wurde die jeweilige Anzahl nicht infizierter Fliegen berechnet, so dass sich die Kurvenwerte (HADORN und WALKER, 1960, Abb. 5) nur noch auf parasitierte Wirte beziehen.

b) *Die Abhängigkeit der Fliegenschlüpftrate von der genetisch bedingten Abwehrfähigkeit.*

Die genetische Abwehrfähigkeit eines Drosophilastammes wird mehr oder weniger manifest in der Kapselrate. Dass die Abwehrfähigkeit der Hybriden durch Selektion gesteigert werden kann, ist nachgewiesen (HADORN und WALKER, 1960, Abb. 4).

Diese Verbesserung der Abwehrreaktion zeigt sich bei den Schlüpfraten aber nur in einem Vergleich zwischen dem Wert der Selektionszucht und demjenigen der Kontrolle in der 9. Generation (HADORN und WALKER, 1960, Abb. 5. P für $Hi \times Lx < 0,01$; P für $Lx \times Hi < 0,02$). Dagegen kommt im Gesamtverlauf der Selektionskurven dieser beiden Stämme die Verbesserung der genetischen Abwehrfähigkeit nicht zur Geltung. Man muss daher annehmen dass, obschon zwar immer mehr Wirte Kapseln bilden können, der Anteil Wirtslarven mit nicht erfolgreicher Kapselbildung zunimmt. Kapselbildung ist dann erfolglos, wenn der Parasit die Umhüllung sprengt und sich davon befreit; ferner wenn Wirtslarven mehr als ein Parasitenei enthalten aber nicht alle einkapseln. Als genetisch bedingt kann das Absinken der Schlüpfraten der Hybriden von der ersten bis zur dritten Generation erklärt werden: infolge der Dominanz der Abwehrreaktion mendeln erst in der 2. Generation wieder schwach abwehrfähige Luxortypen heraus. Die Übereinstimmung der Kurven der beiden Hybriden weist auf ihre gleiche genetische Konstitution hin, d. h. weder ein Maternal-Effekt noch das Cytoplasma, noch die Geschlechtschromosomen scheinen an der Übertragung der Reaktionsfähigkeit wesentlich beteiligt zu sein.

c) *Die Abhängigkeit der Fliegenschlüpfrate von der Überinfektion.*

Genetisch abwehrfähige Wirtslarven, die einen einzigen Parasiten mit Erfolg einkapseln, sind sehr häufig nicht im Stande, zwei oder mehr Parasiten unschädlich zu machen. Je massiver die

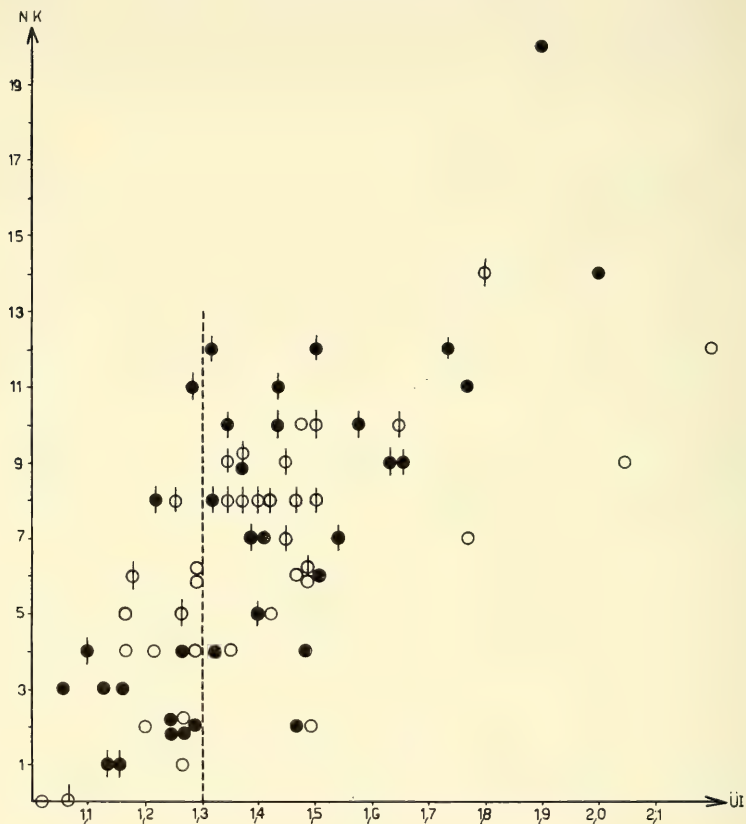


ABB. 1.

Abhängigkeit der Anzahl Wirtslarven mit nicht erfolgreichen Kapseln (NK) von der Überinfektion (UI) im Muster von je 30 seziierten Wirtslarven. Ausgefüllte Kreise: $Hi \times Lx$; leere Kreise: $Lx \times Hi$; Kreise ohne Strich: 1—6. Selektionsgeneration; Kreise mit Strich: 7.—12. Selektionsgeneration.

Überinfektion wird, je grösser sollte somit der Anteil Wirte mit nicht erfolgreicher Kapselbildung werden. Abb. 1 bestätigt diese Annahme. Jeder Punkt gibt Auskunft über die Anzahl Wirte mit

nicht erfolgreicher Kapselbildung in einer sezierten 30-iger- Gruppe. Aufgetragen wurden die Sektionsresultate aller 30-iger-Gruppen der Stämme $Hi \times Lx$ und $Lx \times Hi$ im Laufe der 12 Generationen. Um festzustellen, ob in späteren Generationen gleich stark parasitiert wurde wie in früheren, wurden alle zwischen der 7. und 12. Selektionsgeneration ermittelten Versuchspunkte mit einem Strich markiert. Bei zufälliger Parasitierungsintensität müssen sich die Punkte hoher Überinfektion gleichmässig über alle Generationen verteilen.

Von denjenigen Versuchsdaten, die eine relativ niedrige Überinfektion (1—1,3) zeigen, fallen nur 33,3% zwischen die 7. und 12. Selektionsgeneration, während von den Daten mit hohen Überinfektionswerten (1,3—2,2) 60,0% zu den späten Selektionsgenerationen gehören. D. h. die Wirtslarven der späteren Generationen wurden intensiver parasitiert; dadurch sollte der Selektionsdruck erhöht werden. Dies wirkt sich jedoch negativ auf die Fliegenschlüpfrate aus, da in zunehmendem Masse erfolglose Kapseln gebildet werden. Am mangelnden Erfolg der Selektion bei den Schlüpfraten der Hybriden ist somit zum Teil die zunehmende Überinfektion schuld.

d) *Die Abhängigkeit der Fliegenschlüpfrate von der Vitalität der Wirtsstämme.*

Schon im Laufe des Experimentes entstand der Eindruck, dass sich der Zustand der Fliegenpopulation mit der Zeit verschlechterte. Es wurden deshalb zwischen der 11. und 12. Selektionsgeneration zwei Generationen ohne Parasitierung in gewöhnlichen Flaschenzuchten gehalten. Durch diese Massnahme konnten die Schlüpfraten aller drei Genotypen, ganz besonders aber von Hi , verbessert werden. Schlechte Vitalität der Wirtslarven kann sich auf folgende zwei Arten auf die Fliegenschlüpfraten auswirken: 1. Geschwächte, abwehrfähige Wirte bilden schlechtere Kapseln, von denen sich der Parasit wieder befreien kann; der prozentuale Anteil erfolgreicher, parasitierter Wirte wird dadurch verkleinert. 2. Subvitale Wirte sterben vor dem Puppenstadium ab. Dadurch wird allerdings der Kurvenverlauf der Schlüpfraten nicht betroffen, da sich die Kurvenwerte nur auf vitale Tiere beziehen. Hingegen wird die Gesamtschlüpfrate (Geschlüpfte Fliegen und Wespen einer Zuchtschale) durch larvale Letalität beeinträchtigt.

Abhängigkeit der Kapselbildung von der Selektionsgeneration? Für die Prüfung dieser Frage werden vor allem die Versuchsergebnisse des Stammes Hi als Beispiel gewählt. Infolge der Homozygotie des Stammes und der Konstanz seiner genetischen Abwehrfähigkeit (Kapselrate = 90–100%, HADORN

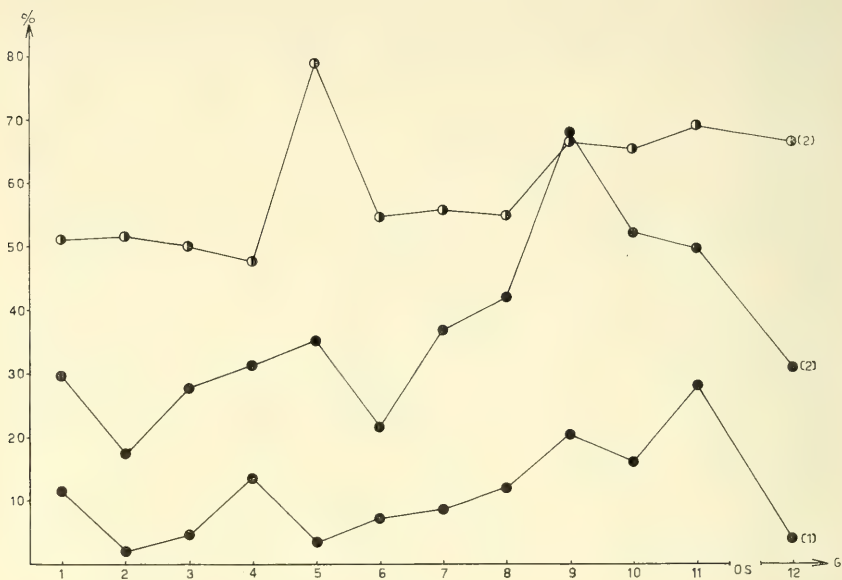


ABB. 2.

Anteile (%) Wirtslarven mit nicht erfolgreicher Kapselbildung in % aller kapselbildender Wirtslarven im Laufe der Generationen (G).

Ausgefüllte Kreise: Hi; halbierte Kreise: Hi \times Lx und Lx \times Hi; 1, bzw. 2; einfach, bzw. doppelt parasitierte Wirtslarven. OS: 2 Generationen ohne Selektion gezüchtet. Anzahl untersuchte Wirtslarven pro Kreis: Hybride: 18-53, Hi (1): 33-51; Hi (2): 16-29.

und WALKER, 1960, Abb. 4) manifestiert sich der Einfluss der Inzucht am ungestörtesten. Trotz der konstanten Kapselraten sinkt der Anteil erfolgreicher Wirte (1960, Abb. 5) von der 2. bis zur 11. Generation kontinuierlich um ca. 30%, währenddem sich die nicht selektionierten Kontrollen auf dem anfänglichen Niveau halten (Die niedrige Schlüpftrate in der 1. Generation ist starker Überinfektion zuzuschreiben). Nach dem Züchten zweier unselektionierter Massengenerationen steigt der Anteil erfolgreicher Wirte auf die bisher unerreichte Höhe von 82%; die Kontrolle bleibt

dagegen auf ca. 60%. Es wird zunächst untersucht, ob sich diese Verschlechterung der Fliegenschlüpfrate durch eine Zunahme von Wirten mit nicht erfolgreichen Kapseln erklären liesse. Um den Einfluss der Überinfektion auszuschalten, wird die Abhängigkeit der erfolglosen Kapselbildung von der Selektionsgeneration für einfach und doppelt parasitierte Wirtslarven getrennt dargestellt. Dabei werden drei- und mehrfach parasitierte Wirte nicht berücksichtigt. In Abb. 2 sind drei Kurven dargestellt: 1. Anteil der Hi-Wirtslarven, deren Parasit sich von seiner Kapsel befreit hat in Prozent aller einfach parasitierten, kapselbildenden Wirtslarven; 2. der Anteil Hi-Wirtslarven, die von zwei Parasiten nur den einen eingekapselt hatten in Prozent aller doppelt parasitierten, kapselbildenden Wirtslarven; 3. für die beiden Hybriden wurde ebenfalls der Anteil doppelt parasitierter Wirte mit nicht erfolgreicher Kapselbildung aufgezeichnet. Da die Kurven von $Hi \times Lx$ und $Lx \times Hi$ weitgehend gleich verlaufen, wurde aus den beiden eine einzige Kurve konstruiert.

Beide Kurven von Hi steigen bis zur 11. Generation deutlich an, d. h. die Fähigkeit, erfolgreiche Kapseln zu bilden, nimmt mit der Zeit ab. Im Laufe der beiden unselektionierten Generationen konnte sich der Stamm offenbar erholen, so dass die Kapselbildung in der 12. Generation weit erfolgreicher ausfiel. Es zeigt sich somit deutlich, dass der Erfolg der Kapselbildung durch Inzucht beeinträchtigt wird.

An Hand der Kurve der Hybriden lässt sich diese Verschlechterung der Kapselbildung weniger gut nachweisen. Der Anteil Wirte mit erfolglosen Kapseln steigt von der 1. bis zur 12. Generation nur um ca. 15%. Infolge der Heterozygotie der Stämme liegt der Prozentsatz nicht erfolgreicher Kapseln von Anfang an wesentlich höher als beim reaktionsstarken Stamm Hi. Da durch Selektion laufend reaktionsschwache Typen eliminiert werden, und damit die genetische Abwehrfähigkeit der Stämme allmählich verbessert wird (S. 253), wäre zu erwarten, dass mit der Zeit mehr erfolgreiche Kapseln gebildet würden, d. h. die Kurve müsste eine fallende Tendenz zeigen. Der stetigen Verbesserung der Abwehrreaktion durch die Selektion wirkt offenbar eine Schwächung der Wirtslarven durch Inzucht entgegen, so dass trotz erhöhter, genetischer Abwehrfähigkeit eher weniger erfolgreiche Kapseln gebildet werden können. Es ist auffallend, dass in der 5. Generation mit der höchsten

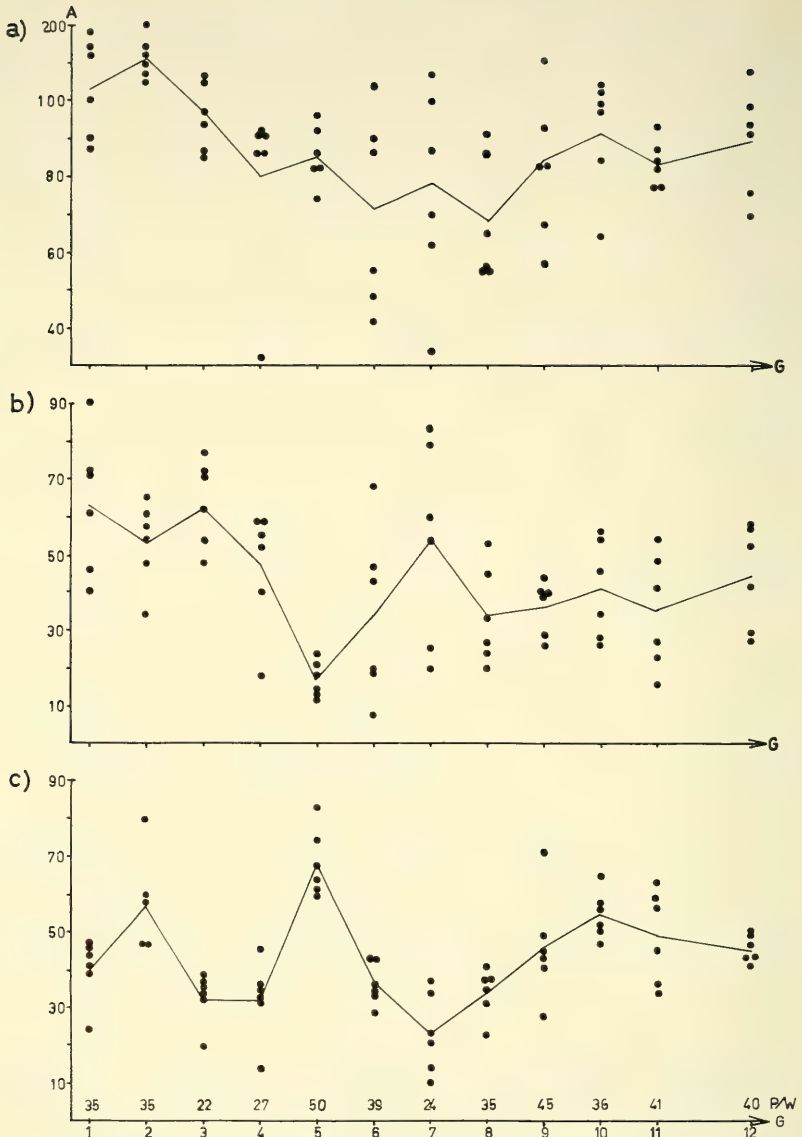


ABB. 3.

a) Gesamtschlüpfraten; b) Fliegenschlüpfraten; c) Wespenschlüpfraten der Hybriden ($H_i \times L_x$, $L_x \times H_i$) im Laufe von 12 Selektionsgenerationen (G). OS: 2 Generationen ohne Selektion gezüchtet. A: Anzahl geschlüpfte Tiere pro Zuchtchale. Kurve: arithmetische Mittelwerte der Einzelschlüpf-raten (Punkte). P/W: durchschnittliche Anzahl Parasiten in 30 seziierten Wirtslarven.

Überinfektion (Abb. 3) auch die Kapselbildung weitgehend erfolglos ist. Die zahlenmässige Überinfektion hat damit allerdings nichts zu tun, da sich die Kurvenwerte ja nur auf doppelt parasitierte Wirte beziehen. Es wurde schon früher darauf hingewiesen, dass an sich abwehrfähige Wirtslarven, die verletzt wurden, nur noch in stark vermindertem Masse Kapseln bilden können (WALKER, 1959). Da die Wespenweibchen die Wirtslarven durch wiederholtes Anstechen mit dem Legestachel im Futterbrei lokalisieren, werden bei intensiver Legetätigkeit der Parasiten die Wirtslarven öfter angestochen. Diese mehrmalige Verletzung wirkt sich möglicherweise hemmend auf die Kapselbildungsfähigkeit aus.

Abhängigkeit der Gesamtschlüpftrate von der Generation? Ein Vitalitätsverlust infolge von Inzucht müsste sich auch durch eine Zunahme der larvalen Letalität manifestieren. Die Gesamtschlüpfraten (Anzahl Fliegen und Wespen) würde in diesem Falle im Laufe der Generationen abnehmen. In Abb. 3 sind die Gesamtschlüpfraten *a*), sowie einzeln die Fliegen- *b*) und die Wespenschlüpfraten *c*) der Hybriden aufgezeichnet. Alle 6 Resultate der einzelnen Zuchtlinien sind als Punktschwärme angegeben und die arithmetischen Mittelwerte durch Kurven verbunden.

Die Gesamtschlüpftrate nimmt bis zur 8. Generation um 35 Tiere ab und steigt dann bis zur 12. Generation wiederum etwas an. Die Abnahme bis zur 8. Generation vollzieht sich auf Kosten der Fliegen, wie sich an Hand der Fliegenschlüpfraten feststellen lässt. Das Ansteigen bis zur 12. Generation jedoch beruht hauptsächlich auf erhöhten Wespenschlüpfraten, was eine Folge der intensiveren Parasitierung zwischen der 9. und 12. Generation sein dürfte. Die Extremwerte der Fliegen-, bzw. Wespenschlüpfraten in der 5. und 7. Generation sind durch ausserordentlich unterschiedliche Parasitierungsintensitäten zu erklären ($P/W = 50$, bzw. 24 Parasiten in 30 sezierten Wirtslarven).

Auffallend sind die grossen Unterschiede zwischen den 6 Einzelergebnissen der Gesamtschlüpfraten. Aus einem Vergleich zwischen den Fliegen- und Wespenschlüpfraten ergibt sich, dass diese grossen Schwankungen der Gesamtraten durch unterschiedliche Fliegenschlüpfraten zu Stande kommen; die Einzelergebnisse der Wespenschlüpfraten sind ausserordentlich übereinstimmend. Diese hängen direkt vom P/W -Wert und vom Genotypus der

Wirtslarven in Bezug auf die Abwehrreaktion ab. Einflüsse wie Futterverschimmelung oder variierende Vitalität der Einzelzuchtlinien scheinen somit nur die Mortalität der Drosophilalarven zu betreffen, währenddem die Parasiten davon weitgehend unberührt bleiben. Wenn die Parasiten aber vital sind und zum Schlüpfen kommen, müssen ihre Wirtslarven bis zur Pupariumbildung ebenfalls vital sein. Demnach wären Drosophilalarven mit einem lebenden Parasiten vitaler, d. h. unabhängiger von Umwelteinflüssen und genetischer Gesamtkonstitution als nicht parasitierte Larven. Oder anders ausgedrückt: Parasitierung durch *Pseudeucoila* wirkt auf die Wirtslarven bis zum Zeitpunkt der Metamorphose vitalisierend.

Um die Möglichkeit einer solchen Einwirkung zu prüfen, wurde eine Versuchsserie mit einem letalen Wirtsstamm durchgeführt. Verwendet wurden Drosophilalarven des Stammes „lethal 8“ (l_8)¹: Homozygote l_8 -Larven sterben vor der Metamorphose, z. T. nach stark verlängertem III. Stadium; einige wenige bilden noch sehr verspätete Pseudopuparien. Ein Vitalisierungseffekt durch Parasitierung würde sich eventuell dadurch zeigen, dass mehr letale Larven Pseudopuparien bilden, oder auch dadurch, dass die Pupariumbildung früher erfolgt. So wurden verschiedene Serien von l_8 -Larven des III. Stadiums (sie sind erst dann mit Sicherheit von den $l_8/+$ und $+/+$ Geschwistern zu unterscheiden) parasitiert und Prozentsatz sowie Zeitpunkt der Pseudopupariumbildung festgestellt. Gleichzeitig wurde eine Anzahl nicht parasitierter l_8 -Larven als Kontrolle unter Beobachtung genommen.

Die Resultate in Tab. 1 (a), b)) bestätigen beide Erwartungen. Parasitierte l_8 -Larven bilden häufiger und in einem früheren Zeitpunkt Pseudopuparien als nicht parasitierte. Echte Puppen fanden sich jedoch in keinem Falle; die vor der Metamorphose stehenden *Pseudeucoila*larven starben zwischen dem 4. und 7. Tage nach der Bildung der Pseudopuparien. Offenbar ist die Metamorphose der Parasitenlarven ihrerseits von der erfolgreichen Metamorphose der Wirte abhängig.

Die Versuche mit dem Letalstamm l_8 sind ein Hinweis darauf, dass Parasitierung auf die Wirtslarven bis zum Zeitpunkt der Metamorphose vitalisierend wirken könnte. Da sich Parasitierung

¹ Frl. Regula Gloor danke ich bestens für die Ueberlassung der Mutante l_8 .

TABELLE 1

a) *Verpuppungshäufigkeit parasitierter und nicht parasitierter l_8 -Larven.*

Serie No.	Parasitiert		Nicht parasitiert, Kontrollen.	
	Larval tot	Verpuppt	Larval tot	Verpuppt
1.	16	20	52	8
2.	7	7	26	2
3.	13	—	24	3
4.	45	—	50	—
5.	23	11	66	9
Total:	104	38	218	22
%	73,2	26,8	90,8	9,2

$X^2 = 26,4; P \ll 0,01.$

b) *Verpuppungszeiten parasitierter und nicht parasitierter l_8 -Larven.*

Tag nach Parasitierung	Anzahl verpuppte Larven			
	Parasitiert		Nicht parasitiert	
	Anzahl	%	Anzahl	%
Serie 1.				
7. Tag	18	90,0	1	12,5
9. »	2	10,0	5	62,5
10. »	—	—	2	25,0
Serie 5.				
8. Tag	11	100,0	3	33,3
11. »	—	—	4	44,5
13. »	—	—	2	22,2

schon an einer ausgesprochenen Letalmutante deutlich auswirkt, ist anzunehmen, dass Wirtslarven, deren Vitalität durch irgend welche Faktoren herabgesetzt ist, infolge von Parasitierung noch zu einer normalen Metamorphose gelangen. In diesem Sinne dürfte die häufige Beobachtung gedeutet werden, dass Futterverschimmelung, die die Vitalität von Drosophilazuchten stark herabsetzt, Pseudeucoilazuchten in keiner Weise beeinträchtigt. Da die Entwicklung der Wespe offenbar nur erfolgt, wenn der Wirt sich

normal verpuppt, ist dieser Vitalisierungseffekt, bzw. das Verpuppungsstimulans für den Parasiten durchaus sinnvoll. Eventuell handelt es sich um ein recht verbreitetes Phänomen bei der Beziehung der Schlupfwespen zu ihren Wirten: So bildet die Fliege *Lucilia sericata*, welche die Winterdiapause normalerweise im letzten Larvenstadium verbringt, schon im Herbst Puparien, wenn Parasitierung durch *Alysia manducator* oder durch *Aphaerata minuta* Nees stattgefunden hat (HOLDAWAY und EVANS, 1930). Möglicherweise bestehen zwischen den Metamorphosehormonsystemen von Wirt und Parasit enge Beziehungen. In unseren Versuchen spricht alles dafür, dass intensive Parasitierung durch *Pseudeucoila* die Vitalität eines — durch die Inzucht der Wirte geschwächten — Gesamtsystemes (Fliegen und Wespen) verbessert. D. h. die Gesamtschlüpftrate wird erhöht, eine Tendenz, die in Abb. 3 (9.—12. Generation) zur Geltung kommt. Das Schlüpftratenverhältnis von Fliegen zu Wespen wird dadurch zu Gunsten der Wespen verschoben.

3. DISKUSSION

Die durchgeführten Selektionsexperimente zeigen, dass man bei der Betrachtung eines genetischen Systems, durch welches beispielsweise die Abwehrreaktion von *Drosophila* gegen *Pseudeucoila* realisiert wird, auf erhebliche Schwierigkeiten stösst. So spielt sich der ganze Versuch unter recht unnatürlichen Verhältnissen ab. Viele Einflüsse klimatischer und oekologischer Art sind im Laborversuch ausgeschlossen. Andererseits entstehen durch die Versuchsanordnung neue, störende Einwirkungen wie z. B. Inzuchteffekte und Überinfektion. Auf Grund solcher Versuchsergebnisse kann daher nichts Definitives ausgesagt werden darüber, wie sich ein solches genetisches System in freier Natur auswirkt. Hingegen zeigen diese Experimente Möglichkeiten, die das unter Beobachtung gestellte genetische System in freier Natur haben könnte. Welche der Möglichkeiten in einem bestimmten Fall realisiert ist, erweisen nur Untersuchungen einer Parasiten- Wirtspopulation eines gegebenen Ortes zu einer gegebenen Zeit.

4. SUMMARY

In a previous paper (HADORN und WALKER, 1960) it was shown, that by specially designed selection experiments it is possible to

improve the number of *Drosophila* larvae that are capable of defence reaction against the parasitic wasp *Pseudeucoila*. In spite of this fact, the number of successful host flies rather diminishes in the course of the experiment. This effect is due to increasing overinfection and mainly to decreasing vitality as a result of continuous inbreeding. Host larvae that contain more than one parasite often do not encapsulate all of them, or the capsules are not strong enough so that the parasite embryo can get rid of it.

There is strong evidence that parasitism by *Pseudeucoila* improves the viability of subvital or even lethal host larvae and stimulates their puparium formation. After pupation the host is consumed by the parasite.

LITERATUR

- HADORN, E. und WALKER, I. 1960. *Drosophila und Pseudeucoila I. Selektionsversuche zur Steigerung der Abwehrreaktion des Wirtes gegen den Parasiten*. Rev. Suisse de Zool. 67: 216-225.
- HOLDAWAY, F. G. und EVANS, A. C. 1940. *Parasitism a stimulus to pupation: Alysia manducator in relation to the host Lucilia sericata*. Nature 125: 598-599.
- WALKER, I. 1959. *Die Abwehrreaktion des Wirtes Drosophila melanogaster gegen die zoophage Cynipide Pseudeucoila bochei Weld*. Rev. Suisse de Zool. 66: 569-632.
-

N° 27. **R. Matthey**, Lausanne. — Etudes de Cytogénétique chez les *Muridae*: *Reithrodontomys megalotis* Allen, *Hypogeomys antimena* Grandid. et *Neofiber alleni* True. Résumé.

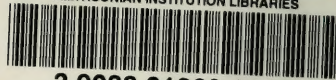
Chacun de ces *Muridae* pose un problème et l'auteur examine dans quelle mesure l'analyse de la formule chromosomique peut contribuer à le résoudre. Il s'agit des rapports des *Cricetinae* palé-

arctiques et américains, du mono- ou du polyphylétisme des *Muridae* malgaches, du sens de la filiation *Ondatra-Neofiber*.

Ce travail ayant paru dans « Mammalia » (25, 145-161, 1961), je me bornerai ici à donner les formules chromosomiques des trois espèces étudiées.

<i>Reithrodontomys megalotis</i>	2 N = 44	X-Y
<i>Hypogeomys antimena</i>	40	X-Y
<i>Neofiber alleni</i>	52	X-Y

N° 19.	Hans Rudolf HAEFELFINGER. <i>Hervia costai</i> (n. nom.), ein wieder entdeckter Opisthobranchier des Mittelmeeres. Mit 6 Textabbildungen und 1 Tabelle	207
N° 20.	Elisabeth HAUSCHTECK. Die Chromosomen von fünf Ameisenarten. Mit 5 Textabbildungen	218
N° 21.	R. MATTHEY et A. MEYLAN. Le polymorphisme chromosomique de <i>Sorex araneus</i> L. (Mamm. Insectivora). Etude de deux portées de 5 et 9 petits. Avec 5 figures et un tableau dans le texte	223
N° 22.	H. MISLIN. Zur Funktionsanalyse der Lymphgefäßsmotorik (<i>Cavia porcellus</i> L.) Mit 5 Textabbildungen	228
N° 23.	J.-P. RIBAUT. Un nouveau moyen pour étudier la prédation dans les nichées: L'œuf postiche. Avec 2 photographies dans le texte	238
N° 24.	R. SCHLOETH. Einige Verhaltensweisen im Hirschrudel (Schweiz. Nationalpark)	241
N° 25.	W. STINGELIN. Größenunterschiede des sensiblen Trigeminskerns bei verschiedenen Vögeln. Mit 1 Textabbildung	247
N° 26.	I. WALKER. <i>Drosophila</i> und <i>Pseudeucoila</i> II. Schwierigkeiten beim Nachweis eines Selektionserfolges. Mit 3 Textabbildungen	252
N° 27.	R. MATTHEY. Etudes de Cytogénétique chez les <i>Muridae</i> : <i>Reithrodontomys megalotis</i> Allen, <i>Hypogeomys antimena</i> Grandid. et <i>Neofiber alleni</i> True. Résumé	263



PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1. SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2. PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3. ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4. ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5. PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6. INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7. OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8. COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9. OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10. SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.—
Fasc. 11. ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12. DÉCAPODES par J. CARL	» 11.50
Fasc. 13. ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14. GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15. AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16. HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.—
Fasc. 17. CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.50
Fasc. 18. GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ
DE LA COLLECTION LAMARCK
appartenant au
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie. — FOSSILES

1 vol. 4^o avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE